

ТАРТУСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В. В. МАЗИНГ

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ
ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

ДОКЛАД

по опубликованным работам, представляемым к защите вместо
диссертации на соискание ученой степени доктора
биологических наук

ТАРТУ 1969

241981

ТАРТУСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

На правах рукописи

В. В. МАЗИНГ

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ
ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ**

(№ 094 — ботаника)

ДОКЛАД

по опубликованным работам, представляемым к защите вместо
диссертации на соискание ученой степени доктора
биологических наук

ТАРТУ 1969



Работы выполнены в основном в период 1956–1968 гг. на кафедре систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета. Опубликованные по теме работы приведены в списке в конце доклада.

Официальные оппоненты:

заслуженный деятель науки Эст.ССР, профессор,
доктор биологических наук, Л.Р.ЛААСИМЕР,
доктор биологических наук, профессор
В.Д.АЛЕКСАНДРОВА,
доктор биологических наук, профессор
Т.А.РАБОТНОВ.

Ведущее научно-исследовательское учреждение:
Эстонская научно-исследовательская лаборатория лесоводства.

Доклад разослан " 21 " марта 1969 г.

Защита работ состоится " 22 " апреля 1969 г. на заседании ^{Совета} биологического отделения биолого-географического факультета Тартуского государственного университета, ул. Оликооли 18.

С работами можно ознакомиться в Научной библиотеке
ТГУ.

Отзывы просим прислать в двух экземплярах по адресу:
Эстонская ССР, г. Тарту, ул. Юликооли, 18.

И. Маарооз
(И. Маарооз)

Ученый секретарь ТГУ

TARTU OLIKOOLI
RAAMATUKOBU



Предисловие

В данном сборном докладе автор ставил целью обобщить основные результаты своих работ по геоботанике, биогеоценологии и ландшафтоведению, проведенных в течение двух десятков лет и опубликованных в различных изданиях в период с 1953 по 1968 гг.

Развивая положения эстонского геоботанического направления, заложенного профессором Тартуского университета Т.М.Липпмаа и продолженного профессором А.Я.Вага, автор ставил в своих работах основное ударение на теоретическую и методическую разработку проблем изучения структуры растительного покрова.

Первые десять лет, начиная с работ студенческого периода, полевые исследования проводились в основном на болотах Эстонской ССР; позже автор участвовал в исследованиях различных типов леса республики, а также проводил полевые работы в других союзных республиках (Хибины, 1957, 1958; Карпаты, 1959; Приполярный Урал, 1960; Приамурье и Приморье, 1961; Туркмения, 1961; Западный Тянь-Шань, 1962; Западная и Средняя Сибирь, 1963; Латвия, 1964).

Работы последнего десятилетия преследовали в основном следующие цели:

1) разработка теоретических проблем анализа структуры растительности и биогеоценозов;

2) разработка общих принципов классификации типологических единиц в геоботанике (так как объекты геоботаники часто совпадают или перекрываются объектами изучения других наук, особенно ландшафтоведения, то эти работы отчасти выходили из рамок ботанической науки);

3) уточнение методики полевых геоботанических исследе-

дований и крупномасштабного картирования растительности с учетом выдвинутых теоретических соображений;

4) разработка рациональных систем документации для геоботанических целей с применением современных способов сбора, хранения и обработки материала.

По общей постановке вопросы работы автора^I можно разделить на:

- 1) теоретические (8,9,10,20,26,29,31,38,42,49,50,51,54,56,57)²;
- 2) методические (1,2,4,5,14,16,24,25,27,29,30,39,43,44,46,58);
- 3) конкретные исследования растительности (3,6,9,13,15,18,19,21,22,33,34,41,45,53);
- 4) критические обзоры и очерки о развитии науки (7,11,13,17,23,28,29,32,35,36,37,40,47,48,52,55,59).

Работы автора затрагивают следующие объекты геоботаники и соответствующие им классификации: ценопопуляции (3,6,9), жизненные формы (11,23), консорции (42), синусии и микроценозы (9,33,38), фитоценозы (1,2,4,9,10,13,14,15,18,19,22,25,34,41,53,54), комплексы фитоценозов (5,10,15,20,21,26,29,34,44,54,55), макрокомплексы и растительность ландшафтов (7,8,12,20,26,28,40,49,50).

С большим удовлетворением автор отмечает, что принципы классификации и методы картирования, разработанные им, (отчасти при участии Х.Х.Трасса и н.х.Эйларта), нашли дальнейшее развитие в работах А.В.Марвет и др.

^I В рамки данной сводки не относятся научно-популярные очерки о растениях и растительности различных частей СССР (20 работ), работы по карпобиологии (3 работы), по флоре (3 работы), охране природных ресурсов (11 работ) и другие.

² Номера в скобках здесь и далее указывают на список работ автора в конце настоящего доклада.

В экспедициях, организованных кафедрой систематики растений и геоботаники Тартуского государственного университета, принимали участие сотрудники кафедры и студенты, которым автор признателен за содействие при сборе материала.

Работе очень способствовал дружеский контакт с сотрудниками Института зоологии и ботаники АН ЭССР и учреждений системы Министерства лесного хозяйства и охраны природы ЭССР.

Автор выражает искреннюю благодарность всем биологам и географам, оказавшим свою помощь и поддержку при работе в различных частях Советского Союза от Риги до Владивостока.

В В Е Д Е Н И Е

ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ ГЕОБОТАНИКИ

В последние десятилетия все больше внимания привлекают проблемы развития наук. Это связано в первую очередь с невиданным ранее расширением фронта научных исследований, с привлечением огромной армии специалистов и новейших технических средств для сбора и обработки фактического материала. В условиях все ускоряющегося развития наук приходится и в любой частной отрасли науки учитывать основные тенденции развития и закономерности этого процесса (52,55).

В развитии геоботаники явно выражены черты современной развивающейся науки. Особенно в последние десятилетия эта наука обогатилась многими новыми идеями и методами. Наблюдается все большая д и ф ф е р е н ц и а ц и я по отдельным проблемам, но также имеет место и и н т е г р а ц и я, объединение усилий на стыке разных наук. То преобладает одна, то другая из этих составных частей единого диалектического процесса развития науки. Начальное развитие геоботаники, ее дифференциация из зародившей ее географии растений и "борьба за независимость" предмета этой науки в двадцатые годы привели к отмежеванию ее от соседних наук — экологии, почвоведения и др., и даже к определенному противопоставлению (в виде симбиологии) остальным биологическим наукам.

Противоположная тенденция — интеграция, сближение наук выступает сильнее в последние десятилетия, особенно в связи с широкими работами по картированию растительного покрова и расширением стационарных экспериментальных и экологических исследований. Геоботаника сближается не только с почвоведением, ландшафтоведением и другими нау-

ками, занимающимися с территориальными подразделениями Земли, но и с геофизикой, геохимией и другими точными науками.

В этом процессе устанавливаются новые связи между отдельными науками, развиваются общие методы, а порой возникают и совершенно новые направления науки (напр., индикационная геоботаника, биогеофизика растительного покрова и т.д.).

В связи с этим, а также с внедрением в геоботанику идей общей географии, теории систем и кибернетики, расширяется и предмет нашей науки и разнообразие объектов исследования. Изучения о взаимных отношениях растений и их ассоциирования (фитосоциологии, фитоценологии) геоботаника переросла в науку о растительном покрове Земли (32,48).

Как и в других биологических и географических науках, мы можем здесь разделить объекты исследования по уровням их системной организации и соответствующим уровням изучения. Геоботаника занимается в основном объектами, относящимися к ценогическому уровню, но мы уже не можем считать, что фитоценоз — единственный основной объект этой науки, так как все больше внимания уделяется, с одной стороны, отдельным элементам фитоценозов, а с другой — различным комплексам и сочетаниям фитоценозов. Кроме того, все больше число работ, в которых для решения поставленных задач вовсе не выделяются фитоценозы и другие пространственные единицы. Хотя ценогический структурный уровень остался в центре внимания, геоботанические исследования охватили и популяционный уровень и расширились до планетарного (см. табл. на стр. 77).

Новое, более широкое и глубокое понимание предмета науки требует соответствующего расширения логических и методических основ. Вместе с этим расширяется и значимость науки, область применения ее выводов и законов в других научных направлениях и в практической деятельности человека.

Основная задача геоботанического изучения все же осталась: дать правильное, объективное представление о растительности определенных территорий, на основании которого могут быть сделаны различные теоретические и практические выводы.

Результативность исследований в геоботанике, как и во многих других науках, зависит в основном от: 1) теоретических установок исследователя и составителя методики; 2) методов сбора материала в поле; 3) количества и качества исходного описательного материала; 4) способов обработки собранного и полученного из других источников материала и 5) теоретического уровня обобщения материала и нахождения закономерностей.

Все эти стороны геоботанических исследований тесно взаимосвязаны и ни одной из них нельзя решать отдельно. Целевая установка и теоретическая основа в значительной мере определяют применяемую методику (величину и число учетных площадок, способ их размещения, учитываемые показатели и т.д.). От методики сбора материала, количества его и качества зависят в свою очередь возможности его обработки, глубина и ширина получаемых выводов. Полученные результаты, осмысленные теорией и проверенные на практике, являются исходными для постановки новых целей и проблем.

За полвека существования геоботаники собрано огромное количество описательного материала. Много сделано и эмпирических выводов, имеющих нередко существенное значение. Медленнее происходит продвижение на теоретическом "фронте", где нередко ведутся дискуссии по частным терминологическим и методическим вопросам. Геоботаника только еще подходит к каузальному объяснению механизмов развития растительности.

Проблема более результативного и рационального использования собранного описательного материала поднялась остро в последнее время, после того, как перед геоботаниками раскрылись перспективы использования современной вы-

числительной техники. Оказалось, что теория геоботаники еще не на должной высоте и не может дать достаточно обоснованных программ для обработки массового материала. В то же время применение математических методов в геоботанике показало, что собранный ранее материал часто не отвечает требованиям статистики и требуется сбор новых данных по более жестким требованиям методики.

История геоботаники показывает, что развитие теорий, возникновение практических запросов и разработка нужных методических приемов идет неплавно и неравномерно. Значительное повышение уровня одной из них требует соответствующей перестройки системы исследовательской работы. Поэтому, через определенное время ощущается необходимость углубленной увязки теории и методики с учетом требований жизни.

При этом надо учесть еще одну характерную черту геоботанической науки.

Отдельные школы, работавшие в разное время и в разных условиях, по-разному решали теоретические, методические и практические вопросы. Начиная с самых истоков и кончая настоящим временем, геоботаника развивается в виде многих довольно самостоятельных течений, накопивших за время своего существования огромный, но трудно сопоставляемый материал. Каждая школа внесла и свой положительный вклад в разработку теории и методики.

Что касается развития геоботаники в Советском Союзе, то нельзя не отметить ряд положительных обстоятельств: глубокая диалектико-материалистическая разработка ряда проблем; величина территории, в том числе и областей с малотронутой человеком растительностью, хорошо выраженные зональные особенности и наличие различных типов вертикальной поясности; большое число исследователей и, наконец, широкий размах работ с часто прикладной постановкой целей.

Особое значение в советской геоботанике приобрели концепции школ В.Н.Сукачева и Л.Г.Раменского, внесшие крупный вклад в теорию и методику геоботаники во всемирном масштабе. Представители этих школ придерживались в некоторых принципиальных вопросах противоположных позиций и неоднократно возникали острые дискуссии. Существенные разногласия теоретического порядка возникали и между другими школами, а также в других, близких к геоботанике науках, как лесная типология, ландшафтоведение и др. Однако развитие науки показало плодотворность научных дискуссий и даже, казалось бы, непримиримые противоречия разных школ часто разрешались при дальнейшей разработке вопросов на более высоком теоретическом уровне (47).

Продолжительное время на развитие геоботаники отрицательно влияла изолированность советской геоботаники от основных направлений этой науки в Европе и Америке. Различия в номенклатуре и терминологии, наряду с языковым барьером и другими обстоятельствами, привели к тому, что достижения советской науки мало знакомы за рубежом.

Критическое изучение и творческое освоение всего опыта мировой науки должно привести к выработке единых правил методики, унифицированной номенклатуры и терминологии, к лучшему взаимопониманию и объединению сил для решения проблем всемирного значения (карта растительности мира, МБП и др.), к более целеустремленному раскрытию единых законов, управляющих жизнью растительности, познание и разумное использование которых столь существенно для человечества.

ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ СТРУКТУРЫ ЦЕНОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ

Объекты геоботаники и биогеоценологии в свете теории системных уровней

Общие понятия системы и структуры имеют большое значение в современной науке. В общем под с и с т е м о й понимается множество элементов, между которыми имеются определенные соотношения. В природе мы имеем дело с различными динамическими системами: биологическими системами или б и о с и с т е м а м и и географическими системами или г е о с и с т е м а м и. При их взаимодействии возникающие более комплексные системы получили название экологических систем или э к о с и с т е м (биогеосистем). (Взаимоотношения этих типов систем рассмотрены нами ниже; см. также 49, 56.) Все эти системы по своей сложности находятся на различных структурных уровнях организации материи и образуют энкаптические ряды, в которых каждая система включает системы низшего порядка как элементы своей структуры, и входит в то же время в систему высшего порядка в качестве его элемента. Эти общие положения теории систем (Л.Берталанфи) получили теперь дальнейшее развитие в трудах многих исследователей (в СССР, например, И.И.Шмальгаузена, К.М.Завадского, К.М.Хайлова, Е.М.Лавренко, Н.П.Наумова и др.).

Соответственно сказанному с т р у к т у р а рассматривается как "устойчивая выделенность, дискретность частей (подсистем) и элементов системы как целого и фаз или стадий процессов ее изменения и развития, а также устойчивая системная упорядоченность, определенный строй всей совокупности связей, отношений и взаимодействий между этими частями, элементами или фазами" (М.Ф.Веденов, В.И.Кремянский и А.Т.Шаталов, 1967).

Системы обладают свойствами структуры, общими для всего

ряда или класса данных систем, а также частными свойствами структуры данного уровня организации. Поэтому, приступая к системной характеристике фитоценозов, биоценозов и биогеоценозов, приходится в первую очередь уточнить их положение в рядах форм и уровней организации.

Биоценозы относятся бесспорно к биосистемам. **Фитоценоз** является основным компонентом биоценоза; "блоком", принимающим в этой системе солнечную энергию и перерабатывающим ее в энергию органических соединений зеленых растений. Совокупность гетеротрофов — **микробоценозы** и **бактериоценозы** (микробоценозы) мы не включаем в понятие фитоценоза; они образуют особые "блоки" в круговороте энергии и веществ.

Большинство авторов, рассматривающих ряды биосистем, выделяют **биоценоотические** системы в особый биоценоотический уровень. Системы этого уровня образуются и развиваются вследствие постоянных взаимодействий между особями и популяциями разных видов и биоморф (экобиоморф). Биоценоотические системы относятся к кибернетиками к системам "очень большим" (по Х.Р.Эшби), "вероятностным" (С. Бир), "статистическим" (А.А.Ляпунов). К.М. Завадский считает, что можно даже говорить о биоценоотической форме, как одной из основных, первичных форм организации живого.

Попутно следует отметить, что некоторые выдающиеся ученые прошлого (Г.Ф.Морозов, Ф.Клементс и др.) обратили уже давно внимание на системные особенности биоценозов. Однако не имея понятия "биосистема" или "организация", они расширили понятие "организма", что привело к некоторой излишней аналогизации с объектами организменного уровня. История науки показывает, что недопонимание новых идей и их несправедливая критика возникала нередко потому, что для новых идей не было еще новой системы понятий и для их изложения приходилось пользоваться старыми понятиями, расширяя их объем (47). В настоящее время

констатация определенных общих черт организации и саморегуляции у всех биосистем уже не вызывает особых возражений.

Сложнее вопрос о системно-структурной принадлежности экосистем и биогеоценозов, объединяющих биоценозы с взаимодействующими с ними элементами абиотической среды в более сложные системы.

Экосистемы могут быть различной сложности и размеров "от кочки до оболочки" (т.е. биосферы в целом). Замкнутые циклы процессов превращения энергии и вещества в экосистемах любой величины дают основание объединять их всех и рассматривать в качестве более-менее саморегулирующих систем экосистемного уровня организации.

Взаимоотношения понятий "экосистема" и "биогеоценоз" обсуждались неоднократно и мнения большинства авторов сходятся в том, что биогеоценоз - понятие более узкое и частное по отношению к экосистеме. Исходя из определения биогеоценоза и многократных высказываний В.Н.Сукачева можно прийти к выводу, что биогеоценозом следует называть только пространственно определенную, приуроченную к определенному месту (биотопу), "стационарную" экосистему, величина которой определяется размерами фитоценоза (в понимании советских геоботаников). Такая трактовка имеет свои преимущества и недостатки. С одной стороны, биогеоценозы относятся к территориальным (хорологическим) единицам, разграничение, изучение и классификация которых разрабатываются уже долго. С другой стороны, это ограничение создает определенные затруднения теоретического и методического порядка, так как фитоценоз понимается разными исследователями неодинаково и предлагается немало различных критериев для его разграничения.

Биогеоценоз можно определить и "приближаясь" с другой стороны, исходя из деления биосферы на максимально однотипные по биологическому круговороту участки (Тимофеев-Ресовский).

Аналогично можно делить ландшафтную оболочку на все более мелкие, внутреннее однородные участки — геокомплексы или геосистемы. Наименьшая и наиболее просто устроенная часть ландшафта — фация и рассматривается часто как равная биогеоценозу. Развивая понятие о геосистемах, В.Б.Сочава считает, что биогеоценоз является элементарной геосистемой.

Итак, можно прийти к выводу, что биогеоценоз — объект экосистемного уровня и, в то же время элементарная энергетическая ячейка ландшафта (по А.Г.Исаченко) — явление физико-географическое, территориальное, находящееся на низшем уровне ряда геокомплексов или геосистем.

В дальнейшем изложении мы будем еще использовать понятие о ценоотических системах, в случаях когда нет необходимости разграничивать понятия биоценоотического и биогеоценоотического порядка.

Системы состоят из более-менее самостоятельных подсистем, систем низшего уровня сложности, а также из несамостоятельных компонентов. Те и другие состоят в свою очередь из элементов низшего порядка. Степень дробности конкретной системы зависит от объективных качественных рубежей, а также от субъективных целей и методов работы. Самая низкая единица ландшафтного ряда — фация — может быть расчленена далее на основании биогеоценоотических или геоботанических деталей (26, 49).

При расчленении систем следует иметь в виду, что составные части их не всегда образуют единый ряд по принципу включения (энкапсиса); степень сложности, характер взаимоотношений и другие качества отдельных частей (подсистем, компонентов) могут сильно различаться. Например, биоценоз может быть разделен на фитоценоз, зооценоз и микроценоз (по В.Сукачеву); на консорции, паразитоценозы, нидоценозы и др. (42); на различные биоморфы, соответственно экологическим нишам (I), на ценопопуляции (по А.Корчагину) и т.д., причем все эти деления не исключают друг

друга. Некоторые взаимоотношения этих частей структуры будут рассмотрены ниже.

При системно-структурном подходе особое значение приобретают еще слабо (особенно на ценотическом уровне) разработанные проблемы целостности, внутренней регуляции, адаптивности и целесообразности. Работы в кибернетическом направлении (В.Д.Александрова) раскрывают совершенно новые аспекты изучения ценозов как систем.

Об эволюции биоценотических систем

Все изучаемые системы имеют свою историю становления и развития. Поэтому системно-структурный подход должен быть на всех уровнях увязан с генетическим, эволюционным подходом. Можно ожидать, что синтез этих двух наиболее общих теоретических установок будет плодотворным для дальнейшего углубленного познания биоценотических систем. В последнее время проблема эволюции ценотических систем остро ставится в работах К.М.Хайлова и Н.П.Наумова.

Эволюция сообществ на самом деле интересует геоботаников уже давно (работы В.Н.Сукачева, П.Д.Ярошенко, А.А.Ниченко и др.).

Большинство соответствующих работ рассматривает историческое развитие определенных типов растительности, формаций или ассоциаций, т.е. их филоценогенез (термин В.Н.Сукачева) или фитоценогенез (термин Б.А.Быкова) — процесс, представляющий исключительный интерес для выявления истории становления современного растительного покрова отдельных стран, материков и всей Земли.

К сожалению, не всегда в филоценогенетических работах учитывается весьма существенное различие в масштабах времени, необходимом для образования видов, формирования флор (флорогенеза) или же становления определенных типов фитоценозов (фитоценогенеза). Основные методы изучения сукцессий (длительные наблюдения на постоян-

ных площадках, изучение стратиграфии торфов и почв отдельных пунктов, перенесение закономерностей пространственных переходов на переходы во времени) явно недостаточны для реконструкции процесса эволюционного развития отдельных типов ценоотических систем, протекавшего в течение миллионов лет и дольше. Поэтому интересные гипотезы о происхождении степей и лесов (И.К.Пачоского и А.А.Гроссгейма), а также претенциозная теория единого почвообразовательного процесса В.Р. Вильямса и теория георастительных систем И.А.Титова, оказавшие определенное влияние на развитие советской геоботаники, имеют в настоящее время для понимания эволюции сообществ лишь историческое значение.

Аналогично различию между работами по филогенезу отдельных систематических групп и работами по факторам и направлениям эволюции в целом, мы можем и на ценоотическом уровне различать, с одной стороны, трактовку филоценогенеза отдельных формаций и, с другой – разбор вопросов ценоотической эволюции в более общем плане. Ниже будут рассмотрены некоторые проблемы именно из последнего круга вопросов (56, 57).

В современной эволюционной теории считается установленным, что эволюция живых систем протекает в надиндивидуальных биологических системах. Отсюда И.Шмальгаузен делает вывод, что можно говорить и об эволюции высших биологических систем – популяций и биоценозов.

Поскольку популяции являются "элементарными эволюирующими единицами", закономерности эволюции, действующие на популяционном уровне, образуют как бы "ядро" закономерностей эволюции надпопуляционных систем – биоценозов и биосферы в целом. Однако, эволюция этих систем высшего уровня организации не может быть сведена к сумме эволюционных процессов, составляющих их отдельных популяций. В эволюции биоценозов наблюдаются эволюционные процессы мультипопуляционного порядка, которые и обуславливают возникно-

вание ценологических систем из различных видов. К таким процессам относятся рассматриваемые ниже эволюционные процессы.

1) Козволюция двух взаимосвязанных видов (напр., растение и опылитель, микотрофное растение и микоризный гриб и др.). Примеры такой "объединенной" эволюции биоценологических коррелятивных плеяд (термин П.В.Терентьева) приводят Р.Л.Берг, Л.Эрлих и др. Также эволюция лишайников и глаукофитов, как комплексных организмов, относится в сущности к этой же категории.

Все организмы, связанные с определенным автотрофным видом, образуют консорции, в формировании которых козволюционные явления играют также существенную роль.

2) Эволюция жизненных форм или биоморф (экобиоморф), заселяющих определенные экологические ниши в биоценозах, не менее существенна. Изумительна повторяемость тех же типов приспособлений (конвергенций в широком смысле) в самых различных систематических группах и в разные эпохи истории биосферы. Однако, несмотря на огромное количество работ, посвященных биоморфам и их морфогенезу, эволюционные аспекты становления жизненных форм, как элементов биоценозов, привлекали к себе внимание немногих исследователей (работы И.Г.Серебрякова и др.) (II, 23).

3) Если синузии придавать более широкое биоценологическое значение, можно будет говорить об эволюции биоценологических синузий, т.е. эволюции групп видов, имеющих одинаковую функцию в циклах превращения веществ и энергии (работы А.Ляпунова и Ю.Стебаева и др.).

Хотя особенности механизмов эволюционных процессов на надпопуляционных уровнях еще мало изучены, можно утверждать, что и на этом уровне ведущую роль играет естественный отбор, в процессе которого отбираются не только отдельные особи в видовых популяциях, но и популяции разных видов и даже целые группы видов (биоморфы).

Наконец, некоторые авторы считают возможным говорить об естественном отборе целых фитоценозов (естественный отбор "второго порядка" по В.В.Резерватто) и биоценозов, объясняя этим наличие в природе ограниченного числа пов-торяющихся и сравнительно стойких (узловых) типов ценозов.

Даже если и не принять последнюю наиболее широкую трактовку естественного отбора, мы все же можем предста-вить эволюцию биоценозов как сложную совокупность эволю-ционных процессов биологических систем различных уровней.

Палеонтология, особенно палеоэкология, дает возмож-ность реконструировать (конечно, в самых общих чертах) ход исторического развития биоценологических систем. При-держкой для выделения основных этапов этой эволюции могут служить, во-первых, главные биоморфы, показывающие харак-тер межвидовых взаимоотношений и возможную интенсивность этих связей, и, во-вторых, морфологические приспособления к абиотическим условиям, показывающие степень зависимости организмов от среды и их возможное влияние на среду. Об уровне организации фоссильных биоценозов говорят и некото-рые другие косвенные признаки. Так же как сравнительная анатомия помогает расшифровать закономерности эволюции организмов, так и сравнительное изучение биоморф может указать на закономерности исторического развития биоце-нозов.

Считая, что ценологическая форма организации живого - одна из основных, первичных, возникших уже на заре жиз-ни, мы можем представить ее эволюцию аналогично схеме эволюции на организменном уровне по К.М.Завадскому (рис.1). На первых ступенях развития взаимосвязи между организмами в биоценозах имели очень случайный характер, они были кратковременными и не были связаны с особыми взаимными приспособлениями; далее эти связи становились все более разнообразными, тесными (взаимообусловленными), постоянными.

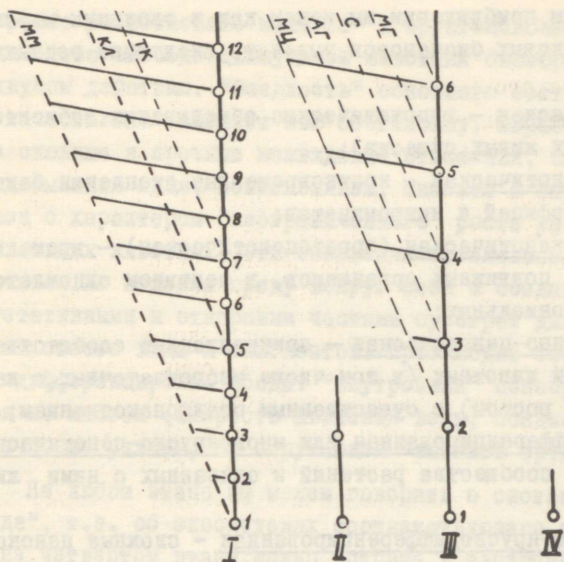


Рис. I. Схема взаимоотношений между ступенями эволюции и структурными компонентами отдельных ступеней в основных рядах организации живого.

I - IV - первичный ряд систем. Основные формы организации живого (по К.М.Завадскому): I - организменная, II - популяционно-видовая, III - биоценотическая, IV - биостроматическая.

Главные ступени I ряда - эволюции организмов (I-II) даны по схеме К.Завадского. Основные структурные компоненты этих ступеней: MM - макромолекулы, КЛ - клетки, ТК - ткани.

Главные ступени III ряда - эволюции биоценозов: I - эоцено-тическая, 2 - микроцено-тическая, 3 - подвижно-цено-тическая, 4 - прикрепленно-цено-тическая (ярусно-недифференцированная), 5 - ярусно-дифференцированная, 6 - комплексно ярусно-дифференцированная. Структурные компоненты этих ступеней: МЦ - микроценозы, АГ - агрегации, С - синусии, МГ - микрогруппировки, микроценозы.

В первом приближении мы можем как в эволюции морских, так и материковых биоценозов выделить следующие основные ступени:

- 1) эоценотическая – гипотетические объединения зобионтов, (первичных живых существ);
- 2) микробоценотическая – кратковременные скопления бактерий, цианофицей и микромицетов;
- 3) подвижно-ценотическая (эратоценотическая) – временные скопления подвижных организмов, в основном одноклеточных и колониальных;
- 4) прикрепленно-ценотическая – прикрепленные сообщества растений и животных (в том числе многоклеточных, с латеральным ростом) с существенным осадконакоплением;
- 5) ярусно-дифференцированная или многоярусно-ценотическая – сложные сообщества растений и связанных с ними животных;
- 6) комплексно-яруснодифференцированная – сложные ценокомплексы многоярусных сообществ.

Последние этапы получили дальнейшее развитие в наземных условиях, в которых высота их организации может определяться в основном уже критериями целостности и автономности систем.

Каждая из этих ступеней возникла в связи с образованием новых, более сложно устроенных и более тесно связанных между собой жизненных форм. В процессе дальнейшей дифференциации и интеграции эти формы сожителства всё эволюционируя вошли в качестве элементов в более совершенные и сложные сообщества. Так, например, яруснодифференцированные сообщества имеют в своем составе и временные скопления подвижных организмов и микробоценотические элементы; сложноустроенные многоярусные ценоценотические системы включают одноярусные и более простые элементы и т.д.

Особенного внимания заслуживает четвертая ступень в этом эволюционном ряду. Прикрепленные биоморфы оказались центром, объединяющим различными ценоценоческими отношения-

ми ранее разрозненные микробо- и эрратоценозы и большое количество свободнодвижущихся животных биоморф с различным радиусом действия. "Оседлость" основного состава биоценоза качественно изменяет всю обстановку. Вырабатываются более сложные и прочные межвидовые отношения, сложные способы добывания пищи, комменсализм, симбиоз и паразитизм. В связи с характером "неограниченного" роста растений и колониальных животных, эти скопления организмов расширяются, значительно изменяя среду вокруг себя и создавая своими вегетативными и отмершими частями субстрат для новых поколений своего вида и эпобионтов. Происходит более отчетливая дифференцировка среды: "внутренняя" ценосреда отличается во многом (скорость движения воды, осадконакопление, химические режимы) от окружающей "внешней среды".

На любом этапе мы можем говорить о системах "ценоз + среда", т.е. об экосистемах соответствующего объема. Однако на четвертом этапе можно впервые в эволюции ценозов говорить о биогеоценозах, как "стационарных" элементарных ячейках биосферы. Придерживаясь определения В.Н.Сукачева, вышерассмотренные примитивные ценоцические системы (микробо- и эрратоценозы) со своей средой не могут относиться к биогеоценозам, так как они перемещаются в водном пространстве не имея постоянного биотопа.

Дальнейшая эволюция "прикрепленных" ценоцических систем значительно различается в самых крупных подразделениях географической среды - в литорали морей, в толще вод и в глубинах океана, и, затем, на суше и в пресных водоемах.

В данном докладе мы можем рассмотреть только важнейшие черты эволюционного развития биоценозов на суше, обращая особое внимание на усложнение структуры растительных сообществ.

Основные различия эволюционного развития биоценозов на суше определяются коренным отличием воздушной и почвенной среды от водной. В противоположность однообразным ус-

ловиям в толще воды, воздушная среда – "царство контрастов" с сильными колебаниями температуры и влажности, с часто резковыраженной мозаичностью различных условий. Это все не только сильно способствовало морфологической дифференциации организмов, но и выработке более сложных межвидовых отношений.

Заселение суши организмами могло сначала иметь успех только в условиях хорошего водоснабжения – в постоянно увлажненных низинах ровного приморского тропического климата. Именно такими условиями характеризовалось распространение каменноугольных лесов – первых нам известных многоярусных наземных биоценозов лесного типа, в которых многие исследователи видят филоценогенетического "предшественника" тропических гилей. Только в мезозое леса вышли из переувлажненных низин и стали проникать вдоль рек вглубь материков подобно галерейным лесам нашего времени. Структура лесных ценозов сильно усложнилась к концу мезозоя.

В таких условиях произрастания, где вода и питательные вещества не ограничивают рост растений, лимитирующим фактором становится свет. В конкуренции за свет образуются биоморфы высокоствольных деревьев, лиан и эпифитов. Со временем эта многоярусная растительность нашла и своих потребителей – в основном насекомых, позвоночных-арбориколов, грибов-разрушителей клетчатки, уменьшилось органическое осадконакопление, ускорился круговорот веществ.

При развитии крупных наземных растений с разветвленной системой корней и побегов и со значительной ежегодной продукцией органических веществ, возникли сложные взаимосвязи с субстратом, преобразовавшегося со временем в почву.

При выходе из постоянновлажных местообитаний, а также при неблагоприятных изменениях климата, растения и животные оказались в экстремальных условиях, в которых могли быть заселены только отдельные, самые благоприятные по

водному и тепловому режиму места. Итак, можно предполагать, что первичный растительный покров широких пространств континентальной суши состоял из отдельных рассеянных группировок в углублениях рельефа или в защищенных от иссушения солнцем расщелинах скал. Моделью таких первых настоящих сухолюбивых группировок в какой-то мере могут служить определенные пустынные и нагорные сообщества, в которых борьба против иссушения более совершенными средствами ведется и доныне. В геоботаническом отношении их можно представить либо в виде мозаики одноярусных плотных группировок-подушек из густосближенных стеблей, либо подобными разреженным сообществам галофильных солянок или суккулентов, создавших внутриорганизменные запасы воды.

Отдельные "кусты" и микроценозы, развившиеся в благоприятных для различных экологических типов растений комбинациях условий, сочетаясь между собой, образовали сложную картину мозаичности и комплексности растительного покрова. На фоне узора растительности образовалась "сетка" из очень неравных по площади "ячеек" - популяций животного населения.

Особое значение в условиях суши должны были приобретать приспособления против иссушения и преодоления временно и ритмично повторяющихся экологических невзгод. В таких условиях возникла также резкая сезонная динамика сообществ. Образовались новые жизненные формы, новые системы популяционного уровня и новые типы ценоотических систем с новыми более совершенными механизмами саморегуляции.

Какие же из имеющихся материковых биоценоотических систем считать наиболее сложными, стоящими на высшем этапе ценоотической эволюции, зависит от критериев прогресса. Если считать критериями эволюционного прогресса ценоотических систем сложность их морфологической и функциональной структуры, видимо наиболее подвинутыми окажутся тропические дождевые леса. Однако, соответственно предложению Дж. Гексли и др., мы можем считать критерием прогресса в органиче-

ской эволюции и увеличение относительной независимости систем, как результат регуляционных механизмов, и эффективность использования веществ и энергии в процессе построения и расширения системы.

Если учитывать эти критерии применительно к ценотическим системам, то автономность последних выражается в "мощности" средообразующего влияния: в способности "создавать" и "сохранять" для своего существования необходимые условия возможно более длительное время и на более широкой территории. Эффективность использования среды ценозом может выражаться, например, в биологической продуктивности, "рациональности" использования имеющихся ресурсов и в других характеристиках обмена веществ.

Исходя из этих критериев, мы можем считать, что из ценозов северных умеренных широт, нам лучше известных, наиболее высокоразвитыми в эволюционном отношении являются темнохвойные таежные леса и безлесные развивающиеся верховые болота. Работы кибернетического направления (работы Е.Одум, В.Д.Александровой и др.) не оставляют сомнения в том, что хвойные леса с сильными эдификаторами являются высокоорганизованными самоуправляющимися системами.

В качестве примера биогеоценотических комплексов, в которых роль биотического фактора особенно сильна и определяет во многом ход развития всей системы, являются верховые (сфагновые) болота, приобретающие в ландшафте значительную автономность и способные развиваться и даже расширяться за счет других биогеоценозов. Сложная структура и ход развития их хорошо изучены, однако о процессах регуляции, которые здесь несомненно проявляются на уровне популяционном (развитие дернин мхов), биоценотическом (развитие микроценозов) и биогеоценотическом (развитие целых массивов) еще мало известно. Существование и развитие верховых болот тысячелетиями, в условиях даже значительных макроклиматических изменений, говорит об особой стойкости и уравновешенности этих своеобразных природных систем.

Особенности биоценологических систем

На основании имеющихся данных мы можем сделать некоторые общие выводы о биоценологическом структурном уровне. Ознакомление с эволюционным рядом биоценозов дает нам возможность шире подойти к определению биоценологических систем и не исходить только из отдельных высоко развитых представителей этого ряда (напр., биоценозов леса или озер).

Биоценологические системы являются саморегулирующимися системами, входящими в биосферу как систему высшего структурного уровня. Как отмечает Н.П.Наумов, сообщества растений, животных и микроорганизмов представляют специфические, очень подвижные формы организации живой природы, исторически сложившиеся в биосфере в ходе развития круговорота веществ между организмами и неорганической средой и обеспечивающие непрерывность этого круговорота. Степень саморегулируемости этих систем, сначала весьма низкая, увеличивалась, и они становились все более целостными, однако не достигнув той степени целостности, которая характерна для организмов.

С точки зрения кибернетики биоценологические системы являются сложодинамическими, обладающими "бесконечным числом подвижных, гибких связей элементов внутри системы и системы со средой" (Новик, 1967, стр.146). Отдельные элементы биоценологических систем относительно независимы и могут быть заменены во времени и в пространстве другими, функционально аналогичными. Это придает всей системе вероятностный и лабильный характер.

Основное различие биоценологического уровня, по сравнению с популяционным — отсутствие прямой генетической преемственности отдельных систем этого порядка. Развитие биоценозов не начинается с зачатков с готовой программой для построения этой системы. Биоценологические системы складываются под контролем внешней среды из популяций, имеющих соответствующие предпосылки, и таким образом, развитие их

сначала только в общих чертах канализовано. У сформировавшихся биоценозов дальнейший ход развития уже в значительной мере предопределен.

В своем историческом становлении как и, отчасти, в своем "индивидуальном" развитии биоценозы интегрируются из более простых группировок взаимосвязанных между собой организмов. В состав современных биоценозов входят микроценозы, временные агрегации подвижных организмов, синузидии и другие элементы, подобные которым существовали самостоятельно на низших стадиях эволюции биоценоотических систем (рис. I, правая сторона). С другой стороны, как в организмах, так и в биоценозах образуются в ходе их развития и новые типы связей и составных элементов, которых вне цельной системы не имеется, напр., стратоценозы (т.е. ярусные группировки).

Ряд существенных черт, характерных для сложившихся биосистем, как самовозобновляемость (регенерация), постоянство строения, относительная автономность по отношению к среде и др., проявляются более четко только на самых сложных, высоких ступенях развития биоценоотической эволюции, в определенных типах биогеоценозов суши.

Общим для всех биосистем является и механизм эволюции. Основным направляющим фактором адаптивного развития является и на биоценоотическом уровне естественный отбор, отбирающий определенные биоморфы (жизненные формы), синузидии, взаимосвязанные виды, ценопопуляции и другие элементы биоценоотических систем. Полезные для этих систем комбинации генов накапливаются и хранятся в генофонде соответствующих видов, т.е. на популяционном уровне.

По мере усложнения и укрупнения биогеоценоотические системы включают в себя всё новые элементы окружающей среды и преобразуют ее. На определенной ступени сложности элементы абиотической среды становятся ведущими в таких системах. Также в экстремальных условиях существования роль биологических факторов низка.

Подходы к изучению структуры

Структуру биоценозов (в том числе и фитоценозов) разные исследователи понимают по-разному, исходя из специфики своих объектов исследования. Можно выделить три основных направления в трактовке этого понятия.

1. Структура как синоним состава: в таком смысле говорят о видовой, популяционной, биоморфической структуре. Как при качественной, так и при количественной характеристике состава выявляются существенные различия в роли отдельных видов в ценозе, то есть намечается их деление на доминанты и сопутствующие виды, на преобладающие, цено типы и другие подобные категории. Всё же это только характеристика одной стороны структуры, состава в широком смысле. Поэтому, целесообразно в этих случаях "состав" не заменять "структурой".

2. Ботаники-фитоценологи при трактовке структуры исходят обычно из наличия в ценозах экологически и пространственно разграниченных частей — ярусов, синузий и т.д. Эти термины перешли затем и в общую биоценологию. При изучении растительности (а также биогеоценозов) наиболее существенным становится определение отношения растений к почве и к свету (и вообще к экотопу) и учитывание возникающих на этой основе пространственных различий.

3. Зоологи-биоценологи, рассматривая структуру биоценоза, выдвигают на первый план систему взаимоотношений между видами, справедливо считая ее важнейшей особенностью биоценоза. Эта весьма существенная сторона структуры получила также свое специальное название: биоценотический коннекс (Фридерикс, 1930) или просто коннекс (Тишлер, 1951, 1958 и др.). Понятно, что изучая наиболее подвижную часть биоценоза (особенно насекомые и позвоночные), основным связывающим принципом является учет их трофических и других взаимоотношений.

Эти три основных направления получили дальнейшее развитие, а также возникли и некоторые новые подходы. В геоботанике быстро развивается т. наз. индивидуалистическое направление, не разграничивающее отдельные сообщества, а изучающие их на основании отдельных точек (работы Гудола, Грейг-Смита и др.). Зоологи считают основой структуры ценоза цепи и циклы питания, обеспечивающие круговорот веществ (работы Арнольди, Викторова и др.). В связи с всё большим вниманием, которое уделяется трофико-энергетической стороне в биоценозах, всё чаще применяется деление ценоза на трофические уровни и энергетические подсистемы.

Возникшее по методическим причинам различное понимание структуры исследователями разных отраслей приводило впоследствии неоднократно к противопоставлению одних аспектов структуры другим, что вызывало порой острую дискуссию между различными направлениями. Абсолютизация одних сторон структуры и недостаточный учет других свидетельствует об одностороннем, профессионально-узком подходе к биогеоценозу.

Рассматривая биоценоз как сложную систему из разнообразных растительных и животных элементов, приходится иметь в виду все приведенные аспекты понятия структуры. Поэтому целесообразно понятие структуры биогеоценоза рассматривать как общее понятие, включающее состав из подчиненных элементов и систем, их взаимное расположение и различные взаимоотношения между ними, и всё это — в динамике, в изменении как в пространстве, так и во времени. Самым общим оказывается деление на пространственную и функциональную структуры +/.

+/ Деление структуры на пространственную и функциональную мы находим в работе В. Беклемишева (1960) о структуре популяций. Понятие о пространственной структуре биогеоценозов разрабатывалось В. Н. Сукачевым и его последователями.

Деление элементов структуры на временные и пространственные с точки зрения философского понимания структуры не особенно корректно, так как все материальные структуры, о которых идет речь, существуют одновременно в пространстве и во времени, они пространственно-временные.

Не подлежит сомнению, что и на ценотическом уровне строение и функции тесно взаимосвязаны, что конфигурация и размещение структурных элементов является условием для их функционирования, а последнее, в свою очередь, определяет в значительной мере морфологию ценозов. Также естественно, что исторически, в развитии науки, морфологическая (или физиономическая) сторона явления подлежала исследованию раньше и далее дала предпосылки для изучения внутреннего строения и функциональной (физиологической) стороны.

Желая рассматривать структуру биоценоза как единство строения и функции, мы всё же не должны смешивать "анатомию" и "физиологию" ценозов. Понятия морфологической структуры имеют свою специфику и им не следует придавать функционального содержания и с другой стороны, функциональные части (подсистемы) не всегда могут быть увязаны с соответствующими частями пространственной структуры. Поэтому приходится и в дальнейшем разрабатывать как одно, так и другое направление изучения структуры.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Принципы анализа пространственной структуры

В анализе пространственной структуры основное внимание заслуживает размещение отдельных элементов растительности. В зависимости от того, какого рода элементы изучаются, анализ пространственной структуры приобретает различное содержание и применяются различные методы.

Распределение ассимилирующих органов отдельных особей в пространстве изучается для выявления эффективности использования растениями световой энергии и для создания оптимальной структуры посевов. Эти проблемы усиленно разрабатываются эстонскими биогеофизиками (Ю.Росс, Х.Тооминг и др.). Распределение подземных частей растений в фитоценозе — одна из наиболее разработанных проблем геоботаники в СССР, широко освещенная в специальных исследованиях, касающихся всех основных типов растительности.

Распределение отдельных особей и видов изучается методами, разработанными И.Кэртисем и другими представителями "индивидуалистической" концепции. В нашей стране это направление развивает Т.Фрей, разработавший понятие о "поле размещения". Практические аспекты этой проблемы (напр., густота посевов) изучаются агроценологией и растениеводством. Сфера влияния каждой особи имеет радиально-поясную структуру (работы А.Уранова и др.).

Распределение отдельных биоморф изучается некоторыми представителями синусиологического направления.

Распределение в пространстве микроценозов (микрोगруппировок) и других морфологических частей фитоценозов как и самих фитоценозов изучается многими геоботаниками. Это направление может быть условно названо морфоструктурным, топографическим или фитоценологическим в узком смысле.

Дальнейшее изложение касается именно этой части анализа структуры.

Распределение крупных комплексов и сочетаний фитоценозов, региональных единиц, а также поясное и зональное деление изучается в основном на основании данных картирования растительности. Этот широкий и в Советском Союзе хорошо разработанный круг вопросов (работы Е.М.Лавренко, В.Б.Сочавы, Т.И.Исаченко и др.) в работах автора рассмотрен только отчасти, в связи с детально-крупномасштабным картированием.

Приступая к рассмотру морфологической структуры, надо сделать несколько общих замечаний принципиального характера.

Единицы фитоценотического порядка отличаются нерезкими границами и нечеткой обособленностью высших и низших структурных частей. Только при определенном масштабе в пространстве (например, при изображении на карте) и во времени являются фитоценотические рубежи отчетливыми; в других масштабах они становятся расплывчатыми или исчезают. Так как биосистемы вообще четко разграничиваются только при сопоставлении их по "зрелым", "выработавшимся", "узловым", "типичным" и т.п. объектам, то целесообразно исходить из модельных объектов, особенности структуры которых выражены более отчетливо; такие геоботанические объекты встречаются в природе особенно при сильном влиянии небольшого числа факторов (внутренних и внешних). Более сложные явления структуры приходится по методическим соображениям расчленить на элементарные подразделения, исходя из общих критериев, а затем продолжать расчленение на основании различных более частных критериев.

Сами принципы деления структуры могут быть разделены на два больших класса:

1) принципы группирования выделенных подъединиц по их конфигурации и взаимному размещению в пространстве; эти принципы общие для многих наук, занимающихся пространственными объектами, особенно теоретической географии, картографии, ландшафтоведения и др.;

2) принципы подбора критериев выделения (разграничения) структурных элементов, разрабатываемые самой геоботаникой; эти критерии можно делить на топогенные (экологические, экологические) и ценогенные (ценобиотические, ценологические).

Как при анализе структуры, так и при дальнейшей классификации выделенных единиц, принципы этих двух классов и их подразделений часто приходится объединять или сочетать. Поэтому в геоботанике (и в биогеоценологии) критерии расчленения растительности (выделения морфоструктурных единиц) и группирования выделенных единиц отчасти совпадают.

Рассмотрим некоторые принципы первого класса.

Единицы растительного покрова как территориальные единицы могут быть различным образом расчленены в горизонтальной плоскости без утраты (до известного предела) их ценотического характера. Зато вертикальное деление их на горизонтальные "слои" принципиально отличается: "слой" в большинстве случаев самостоятельно (без других) не существует.

Подразделения ценозов в вертикальном направлении называются горизонтами, ярусами, слоями. Различие этих терминов связано уже со следующим принципом деления: как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях мы можем выделять элементы структуры по принципу их взаимоисключения или же (в разной мере) перекрытия (рис.2). Примером взаимоисключающих элементов в горизонтальном расчленении могут быть отдельные микроценозы. Взаимоисключающими элементами по вертикали являются общеизвестные почвенные горизонты и биогеоценологические горизонты (по Ю.Бялловичу). Примером перекрытия по горизонтали может служить отношение микро-, мезо- и макрогруппировок (по П.Ярошенко); по вертикали - отношение отдельных ярусов в обычном фитоценологическом понимании или же слоев (по Б.Быкову).

МОРФОСТРУКТУРА

ПЕРЕКРЫТИЕ ЭЛЕМЕНТОВ

ПРИМЕР

ВЗАИМОСКЛЮЧЕНИЕ

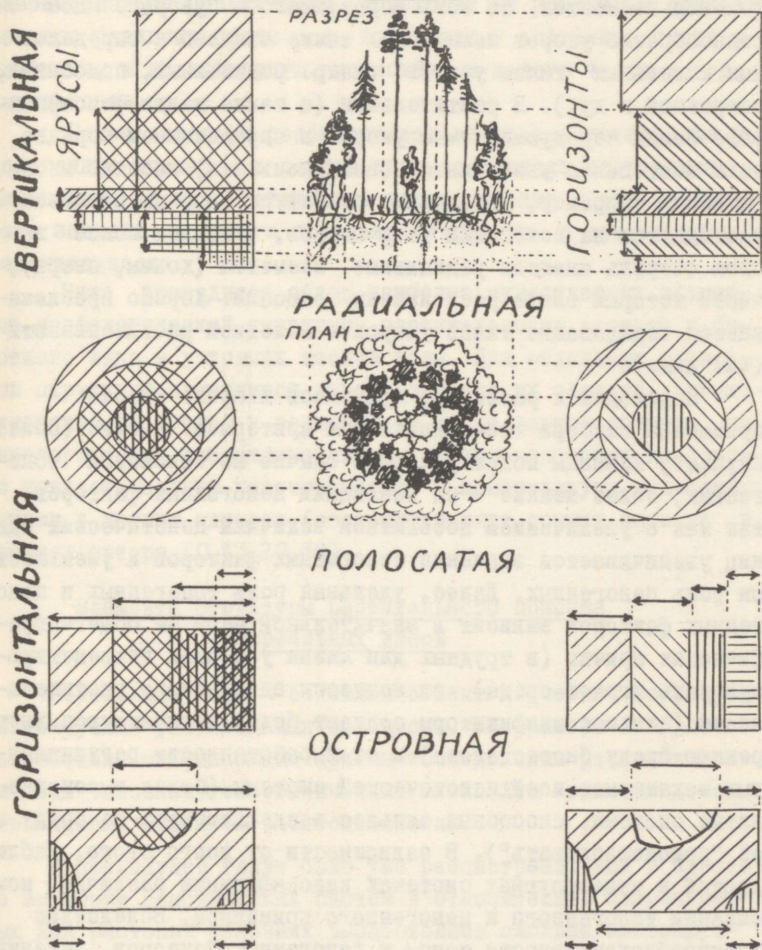


Рис.2. Деление морфологической структуры.

В качестве примера изображен комплекс лесных фитоценозов.

Дальнейшее деление горизонтальной структуры может происходить на основании конфигурации и взаимного расположения элементов, то есть образующегося "узора". Всё разнообразие узоров может быть также сведено к определенным модельным "типам узоров" (напр. радиальный, полосатый, островной и др.). В растительном (а также ландшафтном) покрове Земли чередуются типы узоров в определенном порядке, если постепенно увеличивать (или уменьшать) масштаб изображения. Например, радиальные структуры горных массивов распадаются на полосатый узор поясов, в каждом поясе в свою очередь имеются радиальные элементы (холмы, озера), части которых опять расположены полосами. Хорошо прослеживается чередование типов узоров в болотной растительности (см. ниже).

Переходим к рассмотрению принципов второго класса — принципов подбора геоботанических критериев. Высшие (более крупные) единицы подразделяются обычно на основании топогенных, более мелкие — на основании ценогенных факторов, так как с увеличением абсолютной величины ценогенных единиц увеличивается значение топогенных факторов и уменьшается роль ценогенных. Далее, удельная роль топогенных и ценогенных факторов зависит в значительной мере от общегеографических причин (в трудных для жизни условиях главенствующую роль играет среда), от мощности эдификатора растительности (сильные эдификаторы создают более отличающуюся внутреннюю среду биогеоценоза) и от выработанности регуляторных механизмов всей ценогенной системы (более высокоразвитые системы, способные сильнее воздействовать на среду и её "приспосабливать"). В зависимости от всего этого, наблюдаются в существующих системах классификаций различные комбинации топогенного и ценогенного принципов. Вследствие взаимообусловленности топо- и ценогенных факторов, деления по этим принципам могут совпадать, и их различие становится ненужным.

Что касается внутриценотического деления, то и здесь самое основное расчленение происходит на основании качественного различия среды — на наземную и подземную части у наземных, и на надводную, подводную и донную части у водных ценозов.

Более детально рассматривать отдельные топогенные и ценогенные критерии в рамках данного доклада невозможно. Дальнейшие внутриценотические подразделения в значительной мере зависят от общего характера структуры в данном типе растительности.

Ниже приводится обзор наиболее существенных элементов морфологической структуры растительности лесного и болотного типа в условиях лесной зоны. Для отдельных элементов структуры приводится характеристика их состава, взаимоотношений со средой и величины, а также даются примеры их типологических классификаций. В кратком изложении невозможно привести полную характеристику и номенклатуру выделенных единиц у других авторов (соответствующие ссылки имеются в работах автора 10,13,20,38).

Элементы структуры растительного покрова бореальных лесов

Бореальные леса — основной объект изучения структуры многоярусных растительных сообществ. На примере этих лесов разработаны методические приемы исследования растительности всех основных геоботанических школ. Лес является до сих пор главным объектом биогеоценологии.

В предыдущей главе было уже рассмотрено, как в процессе эволюции ценотических систем в относительно благоприятных для растений условиях выработалась сложная многоярусная структура, обеспечивающая совместную жизнь многих организмов под эгидой борющихся в основном за свет и влагу древесных растений. Деревья-эдификаторы, образуя единый ярус или несколько пологов, отличаются сильно от всех дру-

гих элементов фитоценоза по своим размерам, влиянию на другие растения, по глубине и ширине вторжения в почву и силе воздействия на среду. Поэтому при изучении и классификации лесной растительности древесному ярусу уже давно уделялось основное внимание. Исходя из эдификаторного влияния деревьев, можно структурные элементы леса разделить на 3 группы:

I) элементы, которые, находясь под общим влиянием эдификатора (т.е. в условиях, созданных в основном строением и расположением растений древесного яруса), различаются по составу и строению нижних ярусов;

II) элементы, которые в пределах одного экотопа или ландшафтной фации различаются по составу и строению эдификаторного яруса и другим особенностям структуры;

III) элементы, которые в пределах одного ландшафтного района различаются как по топогенной, так и по ценогенной структуре.

Приведенный критерий дает только общую поддержку для разделения элементов структуры. Тесные взаимозависимости между экотопом и растительностью, варьирование топогенных факторов в пределах влияния даже одной особи эдификатора, взаимовлияние отдельных элементов структуры и другие причины часто смыкают границы между этими тремя категориями.

Ниже будут вкратце рассмотрены отдельные элементы структуры лесного типа растительности (33,38). Мы ограничиваемся лесами равнин, чтобы не усложнять схему топогенными элементами структуры, свойственными для горных лесов.

I. Синузии - структурные части фитоценоза, состоящие из надземных частей растений, принадлежащих к одной или к нескольким близким жизненным формам (биоморфам).

Наше определение несколько отличается от приведенных ранее в литературе, однако по существу оно почти совпадает с общепринятым в советской геоботанике пониманием этого термина в работах Т.Липпмаа, Х.Трасса, Е.Лавренко, Г.Дох-

ман, Б.Норина и др. В подземной части никто синузии практически не выделял, и это, видимо, не имеет особого смысла, так как корневые системы и подземные стебли обычно не разграничены пространственно по отдельным биоморфам, а распределяются по горизонтам независимо от наземной ярусности. Исключены и микробные синузии, так как считаем их микробоценозами, т.е. явлениями особого уровня организации.

Если говорить о синузиях растений эдификаторного яруса, то приходится иметь в виду только совокупность их крон, так как иначе эти синузии будут пространственно полностью совпадать с горизонтальными подразделениями фитоценозов в целом. Необходимость выделения этих синузий вообще спорна.

Величина синузий колеблется в широких пределах в зависимости от амплитуды величин разных биоморф. Так лишеносинузии имеют площадь от 0,01 (на коре деревьев или на камнях) до нескольких десятков кв.метров (на земле). Такую же вариацию величин мы находим и у бриосинузий. Синузии травянистых и кустарничковых растений колеблются по своей величине обычно между 1 и 100 кв.м. Таким образом получается, что синузии образуют целый ряд энкаптически включенных друг в друга (перекрывающихся) структурных элементов.

В пределах влияния факторов, общих для всего ценоза, условия среды в синузии определяются в основном влиянием листвы и крон ярусов, перекрывающих синузию, так как они задерживают свет и осадки. Существенны также свойства ассимилирующих частей составляющих синузию биоморф (экобиоморф). Поэтому взаимовлияние синузий проявляется в первую очередь в вертикальном направлении (в порядке "подчинения"), в меньшей мере в горизонтальном направлении (в порядке "соседства"). Между соседними синузиями происходит обмен зачатков и взрослых инвадентов (вторженцев, — термин автора, 9), иногда проявляются и конкурентные взаимоотношения.

Классификация синузий строится обычно на основе системы биоморф (работы Т.Липпмаа, Х.Трасса, Б.Норина, Б.Миркина и др.).

2. Ярусы – структурные части фитоценоза, состоящие из растений одной или нескольких биоморф, достигающих своими ассимилирующими надземными частями определенную высоту или же проникающих своими подземными частями до определенной глубины. Таким образом, можно говорить о надземных и подземных ярусах. Первые из них могут делиться на синузии, если они образованы из заметно различающихся биоморф; синузии же рассматриваются нами как одноярусные единицы.

Синузии и ярусы в фитоценологии принято рассматривать как единицы, перекрывающие нижерасположенные одноименные элементы. В общей биоценологии, особенно при характеристике среды, более целесообразно рассматривать синцзии и ярусы как взаимоисключающие элементы (горизонты) ценоза, стратоценозы.

Межярусные взаимоотношения давно исследуются лесоводами-лесоведами. Отчасти можно здесь сослаться на сказанное выше о межсинузидальных отношениях.

Классификация ярусов как самостоятельная проблема имеет второстепенное значение. Основные различия здесь зависят от исходных позиций: за основу считают жизненную форму (большинство советских геоботаников), высоту растений в момент исследования (школа Браун-Бланкэ), или же потенциальные возможности растений достигать определенного положения в ценозе (большинство лесоводственных направлений)

3. Микроценозы (лесные) – части фитоценозов, различные по сложению из синузид и ярусов, но одинаковые тем, что находятся в сфере влияния основного (эдификаторного) яруса.

Уже продолжительное время дискутируется вопрос о выделении отдельных микроценозов, или же с другой стороны, проблема разделения фитоценоза на отдельные "пятна", микрогруппировки и т.д., совокупность и порядок размещения которых характеризует мозаичность или пестротность в пределах сообществ. Эти вопросы тесно связаны с проблемой

объема фитоценоза, с основами разграничения и классификации сообществ в растительном покрове вообще.

В ранее опубликованных работах мы называли микроценозами двух- (трех-) ярусные элементы структуры под пологом леса (32, 38). Ознакомление в поле с основами выделения микроценозов представителями других геоботанических школ убедило нас в том, что микроценозы живого покрова в лесу нельзя рассматривать в отрыве от верхнего яруса, даже если влияние или дифференцирующее значение последнего невелико. Поэтому микроценозы в нашем понимании теперь соответствуют по размерам почти полностью микроценозам или микрогруппировкам Л.Д.Ярошенко, ценоэлементам М.И.Сахарова, участкам парцелл Н.В.Дылиса и другим в моноэдикаторных лесах.

Микроценозы различаются в первую очередь по синузиям нижних - мохового (и лишайникового), травянистого и кустарничкового ярусов, отражающих или даже усиливающих влияние небольших изменений светового и водноминерального режимов и процессов ценотического порядка (клональное разрастание некоторых растений при пониженной конкуренции). Основными причинами возникновения такой мозаичности в лесном фитоценозе являются различия почвенной среды, микрорельефа, сомкнутости и состава древесного (в меньшей мере также кустарничкового) полога. В зависимости от основной причины образования лесные микроценозы можно делить на "эдафогенные", "световые", "клональные", "пирогенные", "зоогенные" (напр., на выбросах земли нор) и другие. Такое деление все же очень грубое и всегда приходится иметь в виду влияние других факторов, действующих вместе с первопричиной, или же после влияния последней. Микроценозы различаются также по продолжительности своего существования, по типу микросукцессий вследствие небольших нарушений растительного покрова и по другим пространственно-временным категориям. Чем детальнее обследовать растительность и чем

меньше по площади и короче во времени будут выделяемые микроценозы, тем больше их разнообразие, значительно превышающее учитываемую вариабельность самих фитоценозов. Это приходится особо отметить, так как долгое время не обращалось должного внимания на описание внутриценотической изменчивости.

Контрастность и пестротность микроценозов в лесу зависит в первую очередь от характера и эдификаторной мощности древесного яруса. Напр., в разреженных сосняках и лиственничниках, как известно, микроценотическая структура вообще слабо выражена или зависит в основном от почвенных условий.

Некоторые методики советуют при выделении микроценозов исходить из проекций крон. Количественную и качественную характеристику древесного яруса на самом деле полезно начать с изучения состава и сомкнутости древесного яруса. Однако в проекции крон мы видим только придержку, но не основу разграничения микроценозов. Различие даже типичных "световых" микроценозов зависит не только от величины просветов между кронами, но и от бокового освещения, характера окружающих "окно" крон, сезонного ритма затенения, длительности существования просветов после рубок и т.д.

Решить, какие отдельные представляют собой микроценозы, а какие — порядка фитоценоза, особенно трудно в хвойно-широколиственных лесах со смешанным древесным ярусом, где чередуются фрагменты ценозов с сильно различающимися эдификаторами. В таких случаях, видимо, приходится делить всю совокупность лесных ценозов на ценоэлементы или парцеллы. Более условно причисление к микроценозам группировок крупных "окон", так как в таких случаях влияние древесного яруса снижается и мы явно имеем дело с фрагментами фитоценозов других типов.

Микроценозы как многоярусные образования классифицируются обычно на общих основах с фитоценозами. Исходную

типологическую классификационную единицу в таком случае называли микроассоциацией, социацией или, чаще всего в советской геоботанике - ассоциацией. При таком узком понимании ассоциации последняя теряет свое значение как центральная, основная единица в характеристике растительного покрова. Ассоциаций в таком случае набирается такое большое количество, что исследователь должен ограничиться только описанием их групп, классов или формаций. Поэтому мы неоднократно настаивали на том, чтобы комбинации отдельных ярусных синузий, различаемые обычно по доминантам ярусов, назывались соответственно предложению VI ботанического конгресса не ассоциациями, а социациями (5, 10, 32). Соответствующий метод исследования пространственной структуры может быть назван социационно-аналитическим (32). Последний вопрос не только терминологический. Не различая исследование на уровне микроценозов (социаций) и фитоценозов или биогеоценозов (ассоциаций) в целом, геоботаники предлагали классификации первого порядка для практической лесной типологии и нередко эти схемы лесоводами и лесоустроителями-практиками были отвергнуты, как слишком дробные и поэтому неприменимые. Тем не менее, изучение синузидальной и микроценотической структуры имеет свое практическое значение. Определить, какие синузиды и микроценозы могут встречаться в отдельных типах леса и в каком количественном соотношении - важная задача лесной геоботаники; этим будет выяснена и экологическая приуроченность и индикаторная роль различных синузид и сообществ леса, распределение в лесу пригодных для семенного возобновления микроучастков и т.д. (4, 14).

4. Фитоценоз (лесной) мы определяем, как "всякую группировку растений, на известном протяжении однородную по составу и сложению, характеризующуюся также однородным характером взаимоотношений как между растениями, так и между ними и средой" (Сукачев, 1957, стр. 13). Это определение принято большинством советских геоботаников. Од-

нако, как правильно отмечают А.Ниценко и др., в нем не указана мера однородности и поэтому нет придержки для разграничения одного фитоценоза от другого.

В каждом ярусе однородность нарушается наличием эколого-ценотически в большей или меньшей мере различающихся видов, биоморф, синузий. Размер синузий мохового или лишайникового ярусов может быть в десятки раз меньше синузий травянисто-кустарничкового яруса и соответствующих микроценозов; последние в свою очередь значительно меньше единиц, выделяемых по древостоям в целом. Исходя из эдификаторного значения древесного яруса, разграничивание лесных фитоценозов должно начинаться с деления древостоя на участки, однородные в заданной (например, инструкцией для таксации или картирования, 25,43) мере. Сравнение полученных участков по их микроценозам дает возможность объединить близкие по структуре и экотопу лесные участки. Универсальных и жестких критериев для разграничения фитоценозов, объединения и разъединения микроценозов нет; в зависимости от уровня методики, эти критерии уточняются, становятся более объективными, однако в настоящее время они все еще недостаточно четки.

Выделение и сравнение микроценозов дает возможность определить и минимальную возможную площадь самостоятельного лесного фитоценоза. Об особом фитоценозе может идти речь только тогда, когда в наборе его микроценозов имеется хотя бы один микроценоз, свойственный для чистых насаждений данного эдификатора в аналогичных условиях местопроизрастания.

Увеличивать площадь фитоценозов, присоединяя все новые микроценозы, мы можем до тех пор, пока изменения в эдификаторном ярусе и соответствующих микроценозах не подскажут существенного изменения экотопа, и тем самым, изменения всей системы взаимоотношений, переход в другой фитоценоз.

Таким образом фитоценозы леса отличаются от лесных микроценозов в большинстве случаев количественно и качественно. Из-за гораздо большей площади питания и сферы влияния древесных растений (кустарников и деревьев) они не приурочены к условиям среды отдельных синузий, а испытывают интегральное влияние всех микроучастков. Определяющими экологическими факторами становятся разности почв и водный режим в зависимости от литологии подстилающих пород, местоположений на формах (мезо-) рельефа и др. более общих физико-географических условий.

Выделение типов фитоценозов — ассоциаций и построение на этой основе высших единиц классификации растительности — центральная проблема геоботаники в течение уже нескольких десятилетий.

Ассоциация в трактовке эстонской геоботанической школы (работы А.Вага, Л.Лаасимер, Х.Трасса и др.) объединяет целый ряд социаций определенного типа экотопа, и таким образом значительно крупнее по объему, чем ассоциация в трактовке скандинавских и московских фитоценологов 30-х годов (32, 53)

При обработке конкретных описаний ценозов и выявлении ассоциаций были использованы следующие методические приемы (10, 32):

1) Метод Чекановского-Кульчинского в упрощенном виде: комбинации доминантов и субдоминантов располагаются в таблицу по частоте их взаимных комбинаций: комбинации, имеющие большее сходство, будут располагаться рядом; каждой из этих комбинаций соответствует определенный микроценоз.

2) Составляется таблица комбинаций доминантов, т.е. социаций. По вертикали, в порядке экологического ряда, располагаются доминанты эдификаторного яруса; по горизонтали в той же последовательности — доминанты следующего по значению яруса. Близкие (на основании общности видового состава) социации объединяются.

3) Метод корреляций, разработанный финским ботаником Р.Туомикоски, сводится к выявлению групп видов с определенными показателями покрытия, обилия и жизненного состояния. Метод близок выявлению коррелятивных плеяд по П.Терентьеву. В связи с применением вычислительных машин можно ожидать дальнейшего усовершенствования этого метода.

Выделенные таким образом единицы сравниваются с приведенными в литературе, чтобы установить их положение в таксономическом, географическом и сукцессионном отношениях.

Ассоциация лесной растительности сходна по содержанию основной единице лесной типологии — типу леса (54, 55). Если ассоциацию определяют исходя из эдификаторного яруса и с учетом экотопа, то она по объему будет почти совпадать с типом леса, установленным в том же географическом районе на основании господствующей породы и условий лесопроизрастания. В точности их объем не может совпадать, так как исходные критерии в деталях отличаются (ассоциацию характеризует определенный набор микроценозов, положение в сукцессионном ряду и другие признаки; типу леса свойствен определенный лесохозяйственный режим, характер возобновления и т.д.).

В классификации лесной растительности следующей за ассоциацией таксономической единицей считается обычно группа ассоциаций, объединяющая близкие по видовому составу ярусной структуре и экотопу ассоциации (критерии объединения в различных геоботанических школах различны). В лесной типологии следующим за типом леса (или типом лесорастительных условий) таксономическим рангом обычно является группа типов, объединяющая близкие по производительности и экотопу леса. Классификационная схема групп типов леса для Эстонской ССР разработана автором (39,43, рис.3); эта же схема в упрощенном виде применяется в новом руководстве определения типов леса для лесоустройства (составители Э.Таппо и А.Катус).

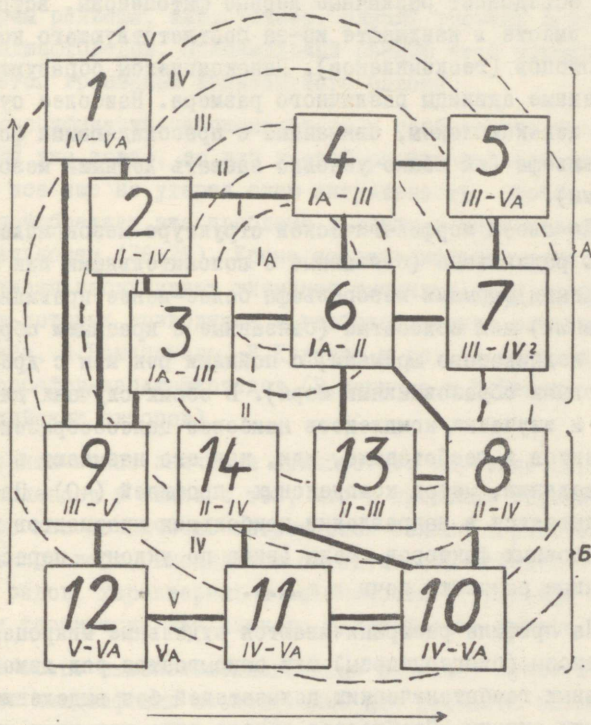


Рис.3. Схема групп типов леса для Эстонской ССР. Снизу вверх ухудшается водоснабжение, слева направо увеличивается трофность.

А - леса на минеральных почвах; I - верещатники, 2 - брусничники, 3 - зеленомошники, 4 - земляничники, 5 - альварные, 6 - широколиственные, 7 - подглинтовые (на побережье моря); Б - на торфянистых почвах: 8 - ольсы, 9 - долгомошники, 10 - низинно-болотные, II - переходнболотные, 12 - верховоболотные, 13 - осушенные ольсы, 14 - осушенные болотные леса. IA - VA-болитеты. Толстые линии - наличие переходов.

5. Комплекс лесных фитоценозов, или короче ценокомплекс, объединяет различные лесные фитоценозы, встречающиеся вместе в ландшафте из-за соответствующего комплекса экотопов (геокомплекса). Ценокомплексы образуются как топогенные единицы различного размера. Наиболее существенны ценокомплексы, связанные с преобладающими формами мезорельефа (их можно условно назвать лесными мезокомплексами).

По своей морфологической структуре мезокомплексы обычно радиальные (связанные с положительными или отрицательными формами мезорельефа более-менее правильных очертаний) или полосатые (связанные с краевыми образованиями ледникового времени, с поймами рек или с древними береговыми образованиями моря). В обоих случаях для описания и изучения комплексов наиболее целесообразен метод трансектов в геоботанике, или, как его называют в ландшафтоведении, метод комплексных профилей (40). Профиль закладывается в направлении наибольших градиентов изменения основных факторов среды (вниз по уклону, пересекая различные разности почв и т.д.).

На профиле разграничиваются отдельные микроценозы и фитоценозы (биогеоценозы) или описывается ряд изменений отдельных геоботанических показателей без выделения ценологических единиц. Сообщества одного ряда являются иногда временными стадиями единого процесса, однако такого рода обобщения требуют большой осторожности. В аналогических условиях профиля мы находим различные варианты использования одних и тех же первичных типов леса, различные стадии зарастания джун, возобновления на вырубках и т.д. Сообщества одного ряда на склонах связаны между собой процессами стока и эрозии, в этих рядах изменяются также микроклиматические условия, обуславливающие ритм фенологических аспектов и т.д. В зависимости от экспозиции и уклона ряды сообществ могут заметно отличаться.

Минимальная по размеру ценокомплексная типологическая единица соответствует комплексу фитоценозов одной мезоформы рельефа, или, точнее, одному урочищу в понимании ландшафтоведов. Максимальный размер этой единицы определяется границами ландшафтного района.

Классификация ценокомплексов в геоботанике разрабатывается уже давно, но для лесной растительности этот вопрос все еще не утерял свою актуальность. Особое значение приобретает эта проблема в связи с картированием растительности (26,29). Кроме территориальных типологических единиц заслуживают внимания типичные ряды ассоциаций, примеры которых приводятся в геоботанических работах В.Алехина, Л.Раменского, В.Куваева и др., а также в работах географов-ландшафтоведов (Э.Маркуса и К.Рамана из прибалтийских авторов).

Практическое значение приобретает изучение лесных ценокомплексов в связи с тем, что в пределах отдельных лесхозов или лесничеств встречается только ограниченное число типов леса, входящих в определенное небольшое количество рядов, характерных в зависимости от рельефа и литологии территории для данного ландшафтного района (54).

Из всего вышеизложенного явно вытекает существенное значение ландшафтных исследований для познания закономерностей растительного покрова на ценокомплексном уровне.

6. Лесной массив - совокупность многих лесных фитоценозов, образующих территориально единую лесопокрытую территорию в пределах ландшафтного района.

Лесной массив как объект изучения не относится к ряду рассмотренных выше (от I до 5) типологических единиц. Как "куски" из когда-то единого лесного покрова нашей ландшафтной зоны, лесные массивы образовались вследствие деятельности человека, распахавшего уже давно самые удобные для окультуривания земли и оставившего "неудобные" земли под лесами и болотами.

Геоботанические различия лесных массивов зависят с одной стороны от своеобразия ландшафтных условий, с другой стороны — от флористических различий, возникших со временем вследствие неодинакового расселения растений в отдельные изолированные друг от друга массивы, и выборочного уничтожения определенных видов растений и животных. Отдельные лесные массивы имеют обычно народные названия.

Таким образом, лесной массив относится к ряду индивидуальных (региональных) единиц, в качестве одного из первых звеньев этого ряда с еще недостаточно резкой "индивидуальностью" и с некоторыми чертами типологических единиц.

По площади лесные массивы очень разнообразны. Небольшие лесные "островки" в культурном ландшафте охватывают только отдельные формы мезорельефа или их части: они теряют свою спонтанную флору и исходную микроценоотическую структуру. Несмотря на незначительную площадь, эти осколки прежней лесной растительности (так же как и островки лесных культур) имеют существенное хозяйственное и эстетическое значение в ландшафте и должны быть показаны на картах растительности.

С типологической стороны представляет интерес сравнение ассоциаций в центре больших лесных массивов и на опушке или в небольших рощах; они отличаются как экологически (влияние ветра, снега), так и флористически (участие нитрофилов, сорняков). Социации с обилием рябины, бузины и ирги встречаются в ЭССР почти исключительно на опушках массивов.

Отдельные изолированные культурные насаждения, заложенные на прежние пашни, дают возможность изучать процессы становления биоценозов и заселения лесными видами: исследования автора показали чрезвычайно существенную роль птиц при этом, особенно в формировании подлеска (6).

Конечно, лесной массив не сравним с разрастающимся болотным массивом; у него нет системной целостности, но

определенные закономерности сложения он все же имеет. Изучение их может иметь и практическое значение (определение целесообразной величины кварталов, ширина защитной полосы вокруг заповедных участков, "глубина" вторжения сорняков в лес и т.д.).

Элементы структуры растительности бореальных верховых болот

Комплексная и мозаичная по своей горизонтальной структуре, но бедная по флористическому составу растительность верховых болот привлекала внимание многих геоботаников, в том числе основоположников новых направлений, как Р.И.Абодина, В.Н.Сукачева, Г.Э.Дю-Риэ и др. Раскрытие закономерностей развития болот неразрывно связано с изучением пространственной структуры их растительности.

По сравнению с лесной растительностью структура растительности болотного типа отличается весьма существенно, представляя собою характерную для биогеоценозов экстремных условий горизонтально-усложненную структуру.

Роль эдификатора принадлежит здесь видам рода *Sphagnum*. Эта примитивная группа мхов приобрела в своей эволюции ряд особенностей: совершенную систему запасаания воды в организмах и между ними, способность использовать для питания атмосферные осадки (воду и пыль), бактерицидность и др. Эти черты обусловили образование чрезвычайно стабильных и автономных по отношению к внешней среде саморазвивающихся биосистем (50,57).

При анализе структуры растительности болот следует начать с учета эдификаторных синузий, их величины, сферы прямого и косвенного влияния. Из-за небольших размеров особой мхов и образованных ими одновидовых "подушек", непосредственное влияние их ограничивается уровнем синузии. Однако совокупность таких синузий, составляющих ценозы и их комплексы, обладает огромным средообразующим влиянием

и диктует эдафические условия всем другим организмам этих биогеоценозов. Из-за разреженности всех высших ярусов, конкуренция за свет играет в жизни ценозов болот второстепенную роль.

Если критерии различения ассоциаций, формаций и других классификационных единиц, разработанные для многоярусной растительности лесов, использовать для классификации растительности болот формально, получаются очень трудно сопоставимые единицы — участки ассоциаций величиной в ладонь, участки формаций, покрывающие только квадратные метры. В ряде работ мы пытались найти решение, которое было бы логичным и вписывалось бы в общую схему классификации растительности, биогеоценозов и ландшафтных единиц (8,9, 10,20).

В нижеследующем обзоре элементов пространственной структуры мы не будем повторять определения, приведенные выше, а сосредоточим внимание на особенностях их структуры в болотах.

I. Синузии болотного мохового покрова делятся по составу и расположению на 3 группы:

а) синузии торфяных и некоторых листовых мхов, образующие субстрат и почву всем болотным растениям, или плавающие в воде;

б) синузии печеночников, водорослей и корковых лишайников, находящиеся на поверхности и в углублениях покрова из синузий группы а;

в) синузии кустистых лишайников, заселяющие поверхность мохового покрова, особенно при деградации последнего.

По своему ценотическому значению особую роль играют синузии первой группы, однако и среди них есть сильно "эдифицирующие" (растущие плотными дернинами), слабые эдификаторы и заполняющие пространство синузии без эдификаторного значения. Существенными показателями ценотической значимости сфагновых синузий являются также годичный прирост

мохов, их биомасса и количество стеблей на единицу площади.

Размеры (площадь) моховых синузий колеблется в широких пределах от квадратных сантиметров (группа б) до сотней квадратных метров (группа а и в).

На основе изучения сукцессий моховых синузий оказалось возможным разработать метод определения эффективности осушения болотных лесов (1,2).

Синузии других ярусов на верховых болотах обычно разреженные и не имеют особого значения как объекты исследования. Межсинузидальные и межъярусные взаимоотношения рассматриваются автором в особой статье (19).

Классификация болотных синузидается в работах Т.Липпмаа, Л.Энари и автора (9).

2. Микроценозы, связанные с эдификаторными моховыми синузидами, составляют основу мозаики растительного покрова верховых болот. Они обычно состоят из двух или трех ярусов.

Исходя из традиционной методики скандинавской школы, много работавшей на болотах, они описываются обычно на 1/4- или 1-метровых выборочных площадках более гомогенного состава. При такой величине квадрата исключается учет более мелких группировок, а моховой ярус может оказаться все же мозаичным (состоящим из нескольких синузид).

Полученные описания классифицируются как социации (работы Э.Дю Риэ, И.Паасио и автора; 9,13,34) или ассоциации (ранние работы Э.Дю Риэ и Х.Освальда, И.Богдановской-Гиенэф, Ю.Цинзерлинга и др.). Хотя и методика выбора площадок и описания их весьма спорна, все же большое количество накопленного таким способом материала дает возможность проводить сравнение в широком географическом плане (работы И.Паасио) и с целью выяснения ценологических взаимоотношений и сукцессий (13,18).

3. Фитоценозы на верховых болотах за редкими исключениями - мозаичные, состоящие из определенного (часто большого) набора микроценозов. Если принимать во внимание

и экологические критерии, то об единстве экотопа в пределах ценоза можно говорить только по отношению общего характера водного режима и подстилающего торфа, тогда как по высоте и колебанию уровня "грунтовых" вод, по микроклиматическому и др. режимам каждый микроценоз имеет свою характеристику.

При каком наборе микроценозов или в каких пределах колебания основных факторов среды считать, что болотный фитоценоз относительно однороден по составу, сложению и взаимоотношениям — вопрос весьма спорный. Можно оправдать как дробное (работы Ю.Д.Цинзерлинга, В.Д.Лопатина и др.), так и очень широкое (работы Л.Р.Лаасимер) понимание болотной ассоциации. Автор придерживается "среднего" объема ассоциации, который в наибольшей мере сравним с объемом лесных и луговых ассоциаций. Используя различные методы сравнения социаций (см. выше), мы пришли к выводу о понимании ассоциации как закономерной совокупности социаций. Соответственно этому представлению выработана и методика полевого изучения растительных сообществ, в которых должное место занимают приемы определения относительного (процентного) участия отдельных микроценозов (5,9).

4. Микроформа (болотная) — понятие геоморфологическое, но в данном случае и геоботаническое, поскольку формы микрорельефа верховых болот складываются из растительного материала вследствие роста растений и других процессов, в которых проявляется совместная деятельность биотических и абиотических факторов.

В ряду структурных элементов растительного покрова болот, микроформы занимают особое место, являясь элементами биогеоценозического порядка. В зависимости от их размеров и сложности они могут по площади совпадать с микроценозом, отдельным фитоценозом или комплексом фитоценозов. Особенно при ярковыраженной радиальной структуре (напр., молодые мочажины шейхцериевого типа) четко выделяются пояса раз-

личных микроценозов. Начальная радиальная структура в дальнейшем часто теряется.

Микроценозы болот разнообразны по происхождению, этапам развития, возрасту.

Для болотных биогеоценозов особенно характерны процессы кочкообразования. В зависимости от типа кочек, наблюдаются четкие закономерности их развития (9,50). Моховые кочки из сфагноума могут проделать цикл развития начиная с разрастания одной синузиды и микроценоза и кончая радиальным или полосатым комплексом разнородных микроценозов. Свообразен цикл развития муравьиных (мирмекогенных) кочек из политрихума, не выходящий из уровня микроценоза. Кочки — саморазвивающиеся и отчасти даже саморегулирующиеся подсистемы в биогеоценозе верховых болот.

Размеры положительных микроформ колеблются от 0,1 м в диаметре до десятка метров; крупные моховые кочки распадаются при дальнейшем их увеличении на части.

Как обобщение и систематизация полученных материалов, создается классификация микроформ (5,43).

Более сложно развитие отрицательных микроформ болот — мочажин и озерков. Их сукцессии изучались уже давно, но связь развития микроформ с развитием всего болотного массива удалось вскрыть только в последние десятилетия благодаря исследованию гидрологического режима верховых болот (работы И.Д. Богдановской-Гиенэф, К.Е. Иванова, Е.А. Романовой). Генетическая классификация элементов гидрографической сети болот в связи со сменой болотных микроформ и микроландшафтов разрабатывается автором в ряде работ (5,31,45).

5. Комплекс фитоценозов, именуемый болотоведами болотным микроландшафтом (Е.Галкина) или болотной фацией (В.Лопатин), представляет собой очень характерную для верховых болот структурную категорию растительности и биогеоценозов, состоящую из микроформ определенной величины и ориентации. Многие исследователи считают именно

эту ступень основной при изучении болот.

Как убедительно показали исследования последнего десятилетия, каждый микроландшафт приурочен к определенным условиям уклона и проточности болотных вод, развивается поэтому на определенной стадии развития болотного массива и преобразуется в процессе дальнейшего развития определенным образом (8,10,12,20). Будучи элементом радиально развивающейся системы – болотного массива, у микроландшафта обычно полосатая структура.

Классификация комплексов этого ранга разработана трудами Х.Освальда, Е.Галкиной, А.Ниценко и другими (также и 5,43).

6. Отдельный болотный массив или болотное урочище, болотный мезоландшафт (термины Е.Галкиной) при системном подходе приобретает особое значение, как сложная развивающаяся саморегулирующаяся система биогеоценотического уровня. Являясь стабильными образованиями, пережившими даже климатические сдвиги послеледникового периода, верховые болотные массивы занимают в ландшафте особое место. Особо следует подчеркнуть гидрологическое своеобразие болотных массивов и их значение как резерватов позднеледниковой флоры и фауны (16,21,28).

Растительный покров болотного массива является закономерным сочетанием растительности микроландшафтов. На выпуклых верховых болотах расположение микроландшафтов явно поясное. Если болотный массив развивался и расширялся во всех направлениях беспрепятственно, микроландшафты расположены на его поверхности правильными концентрическими поясами. На более поздних стадиях болотный массив становится асимметричным из-за возникающих вторичных водотоков (20, 50). Площадь отдельных болотных массивов достигает 10-100 га.

Приуроченность отдельных типов болотных массивов к определенным условиям рельефа и водного режима доказывается

многими работами С.Н.Тюремнова, Е.А.Галкиной и др., которыми разработаны и основы классификации болотных массивов.

7. Растительность болотной системы или болотного макроландшафта (в смысле Е.А.Галкиной) объединяет растительность отдельных, но генетически связанных между собой массивов в одно целое более высокого ранга. В пределах болотной системы развиваются и своеобразные лесные (на "островах" минеральной почвы и проточных топях) и озерные биогеоценозы (реликтные озера); многие из них имеют в свою очередь резковыраженную радиальнополосатую структуру (7).

Площадь отдельных болотных систем в Эстонской ССР достигает 100 (400) кв. км.

Болотная система рассматривается обычно как индивидуальная территориальная единица, имеющая свои характерные черты возникновения и развития. Однако можно и строить типологию их на основании свойств слагающих болотных массивов (работы Е.Галкиной) или по генезису в определенных геоморфологических и палеогеографических условиях. Например, в зависимости от условий залегания и происхождения, болотные системы Эстонии делятся на материковые (возникшие в позднеледниковых озерных впадинах или между дюнами древнего Чудского озера) и на лагунные (возникшие на прежнем морском дне после литториновой трансгрессии) (18). Первые состоят из большого числа более-менее разобщенных выпуклых массивов; в других слились отдельные массивы уже на раннем этапе развития в огромные платообразные слаборасчлененные макрокомплексы. Они различаются также по составу микроформ и фаций (комплексов фитоценозов), не говоря о давно известных флористических различий (9).

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Принципы анализа функциональной структуры

Общие принципы анализа функциональной структуры пока еще очень слабо разработаны. Однако именно в этом направлении можно вскоре ожидать наиболее существенных результатов.

Изучение функциональной структуры должно вскрыть внутреннюю сущность процессов и механизм "работы" ценологических систем различной сложности. Эта чрезвычайно трудная общая задача может быть разделена на отдельные частные проблемы, разработка которых должна быть тесно взаимосвязана.

На основании имеющихся в литературе примеров, анализ функциональной структуры ценологических систем может проводиться исходя из следующих основных аспектов проблемы.

1. По физическому характеру связей можно различать процессы переноса веществ, энергии и информации. Первые из них наиболее известны и изучались уже давно, вторые подверглись усиленной разработке в последнее десятилетие (т. наз. трофико-энергетическое направление), третьи стали привлекать внимание исследователей только в последние годы.

Наиболее обстоятельная биоценологическая классификация связей принадлежит В. Н. Беклемишеву, который различает наряду с круговоротом веществ и энергии, круговорот форм как совокупность процессов, обуславливающих состав биоценозов и их циклические изменения.

2. Системно-структурный подход требует в первую очередь дифференциации связей между системами основных уровней организации и между системами одного уровня. В сущно-

сти этот принцип в какой-то мере учитывался уже давно, так как изучение связей различного системного порядка проводилось в рамках различных отраслей биологии. Взаимоотношения внутривидовые интересуют в основном генетиков, межвидовые (внутривидовые) – систематиков-биогеографов, межвидовые – биоценологов и геоботаников, взаимоотношения между организмами и средой – экологов (в узком, советском понимании), взаимоотношения между сообществами – в основном геоботаников и ботанико-географов и т.д. Системно-структурный подход требует, с другой стороны, интеграции всех этих связей – задача, к которой только еще подходят.

3. Изучение функциональной структуры осложняется еще тем, что все исследуемые системы изменяются не только в пространстве, но и во времени. Они имеют различный возраст, проходят определенные циклы изменений и, будучи элементами более сложных систем, участвуют во временных изменениях последних. Закономерные изменения во времени, в зависимости от различных внутренних и внешних (по отношению системы) причин, образуют при увеличении масштаба времени также ряды процессов, последовательно входящих во все более длительные и общие, аналогично тому, как элементы пространственной структуры с увеличением масштаба изображения образуют энкаптический ряд.

4. Все связи и процессы в ценозах должны получить качественную и количественную характеристику. Качественная сторона ценологических отношений исследовалась уже давно, количественная сторона стала привлекать исследователей особенно в последние десятилетия. Некоторые авторы склонны считать количественную экологию, количественный учет популяций и количественную сторону продуктивности даже основой всей экологической науки. Если и не соглашаться с этой крайней точкой зрения, все же очевидно, что количественные методы совершенно необходимы для оценки

роли отдельных компонентов и процессов, а в дальнейшем — для математического моделирования систем.

5. Методологически можно различать индуктивный и дедуктивный подход к проблеме функциональной структуры.

Первый из них более знаком и давно разрабатывался в различных отраслях биологии. Распутывание сложного "клубка" биоценологических связей может начинаться с изучения экологии отдельных доминантов или других существенных видов (аутоэкологические исследования), с изучения важнейших в ценозе групп растений и животных (фитоценологические, энтомоценологические и другие исследования) или с изучения взаимосвязанных групп разнородных организмов (фитопатологические, паразитологические, гидробиологические и другие исследования). В поисках новых подходов к углубленному изучению биоценозов, особого внимания заслуживают и исследования отдельных жизненных форм и консорциев.

Весьма существенной особенностью изучения функциональной структуры является обстоятельство, что функциональные подразделения не должны приурочиваться или даже не могут быть приурочены к определенным единицам морфологической структуры. Изучение функциональной структуры в биогеоценозах (школа В.Н.Сукачева) — только одно из возможных направлений. Исследователи экосистем не разграничивают их в пространстве. Все больше последователей находят "точечные" методы, при которых исходят из изучения случайно распределенных пунктов. "Точечный" подход перенесен и в биоценологию, в исследование взаимоотношений особей и видов. Группа особей, связанная с определенной особью конкурентными отношениями, названа В.С.Ипатовым ценоячейкой: при таком подходе изучение ценоза может исходить из любой особи и ее связей с соседними организмами.

Чрезвычайная трудоёмкость биоценологических исследований и порой их низкая результативность принуждает исследователей искать действенных подходов и исходя из дедуктив-

ного метода. В последнее время привлекают особое внимание методы математического моделирования внутренних механизмов ценологических систем.

Итак, мы видим, что разные подходы, примененные в изучении функциональной структуры биогеоценозов, дают в сущности качественно различную информацию, приходящую часто из различных разделов науки. Кроме теоретических выводов эти разнообразные пути изучения биогеоценозов приводят и к различного рода выводам прикладного порядка (напр., в деле защиты растений). Поэтому можно сделать общий вывод о том, что все эти подходы являются не только необходимыми этапами в развитии науки, но заслуживают внимания и в настоящее время.

Консорции как элементы функциональной структуры

Роль консорциев в изучении биоценозов была хорошо осознана и охарактеризована В.Н.Беклемишевым и Л.Г.Раменским. О необходимости изучения растений вместе со всеми их заселяющими видами как особых ценологических систем писалось и раньше. Теперь термин консорций вошел прочно в науку (см. напр., сводки Е.М.Лавренко, К.В.Арнольди и Л.В.Арнольди и др.).

Ниже мы рассмотрим некоторые аспекты изучения консорциев на примере биоценозов облесенного редкой сосной сфагнового болота (42).

На объединение видов в консорции наталкивает широко наблюдаемое в биоценозах явление приуроченности многих видов насекомых-вредителей и грибов-паразитов (в меньшей мере других видов консументов) к определенным видам автотрофных растений. Крупные по размерам и сложные по архитектонике растения-доминанты и эдификаторы, имеющие к тому же сильное средообразующее влияние, являются как бы центрами, вокруг которых сосредотачивается большое количество других членов биоценоза - животных и растений, привязанных к ним

различными экологическими связями. Так как каждое автотрофное растение имеет своих (часто специфических) "потребителей", мы можем дать следующее более общее определение: консорцием называется совокупность всех организмов, связанных в их жизнедеятельности с определенным видом из автотрофных неэпифитных высших растений. Это определение целесообразно несколько расширить и иногда считать одним консорцием также совокупность организмов, связанных с целой группой близких видов растений.

Исходя из приведенного определения, мы можем в каждом консорции выделить прежде всего центральный вид (или центральную группу видов), и различное количество видов - консортов, односторонне или взаимно связанных с ним.

Консорции можно изобразить в виде схемы, состоящей из ряда концентрических кругов вокруг центра. В первый - внутренний круг (будем называть его первичным концентром) относятся виды (симбионты, паразиты, вредители и др. "потребители" - консументы), непосредственно связанные с центральным видом. Второй круг (второй концентр) образуют виды, живущие за счет организмов первого концентра (напр., насекомые-хищники, питающиеся фитофагами; насекомые, живущие на грибах-паразитах и др.). За вторым концентром следует третий (напр., хищники и паразиты организмов второго концентра) и т.д.

Эта схема усложняется, если принять во внимание и основные топические связи (в смысле Беклемишева). Сюда относится в первую очередь зависимость эпифитов от их субстрата. Поскольку эта связь прямая, эпифиты должны быть включены в первый концентр; виды, живущие за счет их или укрывающиеся в них, будут причислены ко второму концентру; паразиты и хищники последних - в третий и т.д.

Само существование эдификатора изменяет обстановку в целом. Под пологом деревьев отступают светолюбивые и разрастаются теневыносливые растения. Опад и осадки, проходя-

щие через кроны и стекающие со стволов, обогащают питательными веществами почву под деревьями и дают возможность расти лесным мхам (работы К.О.Тамм и др.). Таким образом, эдификатор создает (кондиционирует) условия для целой группы других видов. В одной из наших работ (19) показана положительная корреляция между определенными видами — спутниками сосны на болотах. Эти виды, зависящие от сосны, должны также войти в консорций сосны. Но так как эти виды автотрофны и имеют своих консортов, получается подчинение одних консорциев другим. Поэтому, вероятно, целесообразно говорить об эдификаторах как об основных центрах консорциев и о подчиненных автотрофных видах как о производных центрах. Подчиненные консорции имеют также концентрическую структуру, которая как бы накладывается на структуру эдификаторного консорция.

Для характеристики консорциев наиболее существенным является первый концентр из видов, непосредственно связанных с автотрофным центром. Чем дальше от центра, тем меньше специфичных для консорция и облигатных связей. Виды высших звеньев пищевых цепей ("хищники хищников") требуют большего количества пищи, поступающего не только из различных консорциев, но и (особенно в условиях болот) из различных биоценозов, часто пространственно разбросанных. Поэтому изучение консорциев — только одна сторона в изучении биоценотического коннекса.

Все виды автотрофных растений имеют своих потребителей (консументов) и других консортов. Поэтому можно было бы в биоценозе выделить столько консорциев, сколько имеется видов зеленых растений. На данной стадии изучения биоценозов все же целесообразно обратить основное внимание консорциям, образовавшимся вокруг высших растений, встречающихся более константно в определенных типах биоценозов. Эпифитные мхи и лишайники естественно рассматривать в консорциях тех видов, которые создают для них субстрат.

При разграничении консорциев в вышеприведенном объеме можно заметить, что не всегда видовое различие центрального растения связано с различием в составе консорции, а род в целом является естественным центром консорция. Примером могут быть, напр., роды *Oxycoccus* и *Sphagnum*, консорции которых нами более подробно изучены. В приведенных случаях видовые различия в биохимическом составе и в других свойствах, существенных для консументов, выработались еще недостаточно или их еще вовсе нет из-за молодости видов.

Если с одной стороны несколько видов растений в одной биоценозе могут образовать общий консорций, то с другой стороны, один и тот же вид в различных географических и экологических условиях может иметь сильно различающиеся консорции. Даже в различных типах биоценозов в одном и том же районе консорции одного вида заметно отличаются. Хорошим примером служит здесь сосна, болотные формы которой имеют разных консортов.

Обособление консорция — длительный во времени процесс тесно связанный с дифференцировкой их центральных видов и в биохимическом, экологическом, географическом и других отношениях.

Консорции одного типа биоценозов (одной ассоциации) различаются по характеру своих основных ценотических связей в такой степени, что нетрудно их разделить на два противоположные группы: трофически-обусловленные, которых большинство, и топически-обусловленные. Приведем некоторые примеры.

Консорций сосны обыкновенной — хороший пример очень старого и резко очерченного комплекса взаимосвязанных видов. Сосна имеет, благодаря широкой экологической амплитуде и разнообразию связанных с ней экологических ниш, очень большое количество консументов — насекомых, грибов-паразитов и сапрофитов (только на хвое насчитывается грибов вообще около 300 видов, на коре и древесине их число еще в два

ри раза больше). Консорций болотной сосны сильно обеднен, особенно если его рассматривать в пределах ограниченного географического района.

Число видов первого концентратора болотно-соснового консорция достигает приблизительно ста, причем более половины из них — специализированные фитофаги, связанные только с сосной или сосной и елью. Консорции растений равнотно-кустарничкового яруса также трофически обусловленные, но заметно (в 3-4 раза) беднее.

Примером топически обусловленных консорциев могут служить консорции сфагновых мхов.

При сильном эдификаторе растительного сообщества естественно, что и другие виды биоценоза в большей или меньшей мере зависят от созданных им условий и таким образом уже топически связаны с эдификатором. Биоценотический коннекс состоит в таком случае из одной группы тесно связанных между собой консорциев, можно даже сказать из одного крупного консорция со многими подчиненными ему производными консорциями.

Иначе складываются взаимоотношения между консорциями в биоценозах, где несколько равносильных видов растений-доминантов. В таких случаях часть высших растений связана с одним из этих доминантов, другая часть — с другим. При статистической обработке состава таких фитоценозов получается несколько коррелятивных плеяд. Например, в разреженных сфагновых сосняках две группы растений: лесные тенелюбивые виды, связанные с сосной, и светолюбивые болотные виды, связанные со сфагновым покровом. Так как сфагновый покров угнетает сосну, а сосна затенением подавляет рост плотнотерпеливых сфагновых мхов, получается антагонизм, распространяющийся на весь видовой состав растений и в какой-то мере и на консорции. Биоценотический коннекс распадается на две группы, каждая из которых состоит из консорциев ведущего вида и подчиненных ему

консорциев. Кроме видов растений, тяготеющих к одному или к другому из доминантных видов, имеются и виды, занимающие третью позицию, для которых как тот, так и другой из доминантов является "неожидательными". Эти виды (в рассматриваемом ценозе, например, вереск и пушица влагалищная) угнетены и тенью сосны как и натиском сплошного сфагнового ковра. Их оптимальные условия вовсе в других ценозах: вереск предпочитает более сухие или даже выгоревшие торфяные почвы, пушица — более увлажненные почвы; оба они светолюбивы и могут при соответствующих условиях стать сами эдификаторами. В рассматриваемом биоценозе они встречаются (в условиях Эстонской ССР) тем не менее константно и обогащают его своим богатым составом консорциев.

В полидоминантных ценозах, которые нами более подробно не изучались, взаимоотношения между консорциями, вероятно, окажутся еще больше сложными и такой явной "подчиненности", как при сильных эдификаторах, в них, видимо, не может быть.

Хотя и межконсортивные взаимоотношения определяются прежде всего взаимоотношениями центральных видов консорциев, нельзя все же сводить их только к фитоценоотическим связям. Растения-антагонисты могут иметь в своих консорциях общих консументов (вредителей, опылителей) и они могут кондиционировать среду для других организмов в одном и том же направлении.

Таким образом биоценоз можно рассматривать как систему консорциев, то более тесно между собой связанных, то более-менее самостоятельных. Последняя черта — явно признак молодости и невыработанности ценоотических взаимоотношений в биоценозе.

Консорции, как и другие элементы структуры ценоза, проявляются в различных ландшафтных и макроценоотических условиях по-разному и их роль в биоценозе поэтому будет, по всей вероятности, весьма различна. Двигаясь от тропиков к умеренным, и далее к арктическим условиям, консорции

упрощаются и обедняются. Как в первой, так и во второй крайностях консорциев как объект исследования практически исчезает; в первом случае из-за трудностей его разграничения, во втором - из-за угасания роли ценотических факторов, по сравнению с абиотическими. Наибольшее значение приобретает изучение консорциев, по-видимому, при мало-доминантном растительном покрове. В таких типах сообществ большинство видов биоценоза разделяются между основными консорциями. При изменении состава фитоценоза путем удаления одних или добавления других видов можно будет, изучая соответствующие консорции, предсказать и изменения видового состава биоценозов в целом.

ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ

Развитие классификационной теории

Проблеме классификации^х в геоботанике посвящено так много работ и вокруг неё было так много дискуссий, что эта проблема казалась основной и наиболее разработанной в науке о растительном покрове. Однако развитие науки в последние десятилетия подняло и эту проблему на совершенно новый уровень. Вопросы разграничения отдельных классификационных единиц утратили свою остроту, так как относительность любых классификационных построений довольно хорошо доказана. С другой стороны значение классификации, как формы обобщения и средства познания сильно расширилось. Оказалось, что прежние споры, продолжавшиеся порою десятилетиями, охватывали только отдельные частные классификационные схемы и почти не затронули самых общих логических и методологических основ классификационной теории.

Очевидна необходимость разработки единой теории, обобщающей

х/ Понятие классификации мы используем в широком смысле, как 1) упорядочение (деление или объединение) некоторого множества объектов, при котором каждый из них включается в определенные классы (единицы классификации) и исключается из других, и 2) результат этой логической операции.

В геоботанике понятие классификации используется часто в более узком объеме в смысле иерархической классификации.

дей изучение различных территориальных систем. Зачатки такой теории уже появляются в виде новых идей в логике и географии.

Общие теоретические проблемы связывают геоботанику с ландшафтоведением, почвоведением, лесной типологией и другими науками, занимающимися делением территории по близким принципам и классификацией полученных территориальных единиц (51, 55).

Территориальными единицами мы называем все такие классификационные отделности, которые имеют определенную площадь и могут быть нанесены на карту или план соответствующего масштаба.

Выделение отдельных территориальных единиц, как прием исследования, не противоречит пониманию природных явлений, в том числе и растительности, в их непрерывности. Нет в пространстве и во времени абсолютно непрерывных и абсолютно дискретных группировок растительности: в известной амплитуде времени или в определенном масштабе изображения одна из этих сторон преобладает, но не исключает другую (48). В зависимости от постановки исследования в той же растительности могут рассматриваться непрерывные в пространстве и во времени (например, метод сукцессий, 1, 2) или же территориальные отделности, отличающиеся или сходные по определенным признакам (9, 10).

Дальнейшая разработка проблемы дискретности и непрерывности растительности несомненно приведет к сближению "фитоценологического" и "индивидуалистического" направления, и к слиянию их в единую теорию (48).

Ординация и классификация — не противоположности. Ординацию можно рассматривать как один из методов классификации; именно как классификацию отдельных точек, в противоположность классификации территориальных единиц, как множеств точек.

Общее представление о развитии классификационных идей в естествознании в зависимости от количества имеющейся информации и способов ее упорядочения, дает следующий обзор (51).

Самым элементарным способом классификации является группирование объектов по наличию или отсутствию отдельных признаков раздельно. Таким образом, отдельные объекты попадают

в различные классификационные группы, а часть объектов остается вовсе вне классификации. Такое группирование объектов охватывает различные свойства (параметры) объектов, но не доводит их анализа до логичной взаимосвязанной системы. Совокупность таких группировок представляет собой зачаточную многомерную систему.

Далее, объединение групп, сходных по какому-нибудь более общему признаку, в более крупные группировки и повторение этого приема на основании более общих признаков привело к различным систематическим рангам, и, в конечном счете, к схеме классификации в виде одноступенчатой иерархической "лестницы" (монойерархии). На каждой из этих ступеней такой классификации проводится группировка по какому-нибудь определенному признаку, Такое построение классификаций стало уже с времен Линнея общепринятым и было широко использовано в различных областях естествознания.

Появление так называемых естественных систем с построением филогенетических "родословных древ" дало новое содержание систематике и много новых критериев для классификации, но не заменило формы изложения и логики построения классификационных схем, прототипом которых стало разветвленное дерево. Все такие схемы полезны для показа групп объектов, в которых положение каждой отдельной единицы в отношении других близких определяется только одним каким-нибудь параметром (или одним осредненным показателем близости или родства). Хорошо пригодна такая схема для показа родственных отношений в монофилетических группах.

Первые классификации растительности строились по примеру систематики в виде иерархической лестницы, причем даже названия единиц отдельных рангов — "классы", "порядки" и др. подчеркивали это сходство.

Обобщенные единицы растительного покрова ("типы", ассоциации, формации и др.) даже в самых генетических, по принципу построения, классификациях все же не являются по существу монофилетическими. Их сходство проявляется только в большей или меньшей степени общности составляющих их видов, в однотипности биоморф, в аналогичности местообитаний и т.д. Поэтому никакой родствен-

ной преемственности здесь нет. Моноиерархические схемы классификации растительности поэтому весьма условны, но довольно удобны для использования.

Свойства местообитаний труднее использовать для построения моноиерархических систем, поскольку не легко найти один "ведущий" фактор для различных рангов деления растительности. Зато учет одновременно двух важнейших факторов среды, напр. обеспеченности влагой и плодородия почвы, дает более надежную основу для разгруппировки сообществ определенного типа растительности, особенно в определенных климатических условиях (в пределах района с определенным микроклиматом). Таким образом возникли в двадцатых-тридцатых годах двумерные схемы типов леса, с перекрещивающимися координатами (В. Сукачев) или в виде таблицы, в которой по горизонтали и вертикали расположены группы сообществ в порядке убывания влажности и трофности ("эдафическая сетка" украинских лесотипологов). Двумерные схемы нашли применение также в луговедении, тундроведении и др. разделах геоботаники. Шкалы факторов, служащие координатами, были подробно разработаны напр. Л.Г. Раменским.

Двух факторов, даже если они "ведущие", все же не всегда хватает для ординации сообществ. Особенно в крайних условиях существования выявляются другие факторы, оказывающиеся "в минимуме" и приобретающие большое значение. Поэтому при употреблении двумерных схем часто требуется учет еще дополнительных факторов среды или свойств растительности. Так как введение третьей, четвертой и следующих размерностей в двумерные таблицы практически затруднено, эти добавочные свойства рассматриваются обычно на "фоне" двумерной таблицы.

В работах Л.Г. Раменского и у других выявляется тенденция рассмотрения любых категорий растительности в многомерном плане, как скопления точек в многомерном пространстве, которые могут быть охарактеризованы многими параметрами, из которых то одни, то другие приобретают ведущее или более существенное значение.

Хотя выше и говорилось о методах изображения классификационных систем, они на самом деле отображают само понимание,

сущность классифицируемых явлений. На любом этапе развития науки полнота и детальность классификационных построений определяются уровнем знаний об объекте (т.е. количеством и качеством информации о нем), хотя и классификационная схема не может полностью использовать имеющуюся информацию. Таким образом, классификация как форма изображения явления (процесса) в какой-то мере всегда отстает от уровня понимания сущности его.

В последнее время этот разрыв формы (классификации) от содержания (понимания сущности объекта) все увеличивается еще в связи с тем, что технически невозможно всю имеющуюся информацию обработать и использовать для классификационных целей. Несоответствие между все возрастающим количеством информации и способами ее обработки стало совершенно очевидным.

Современная вычислительная техника открывает широкие возможности для преодоления вышеприведенных противоречий, но биологи пока еще плохо подготовлены для того, чтобы использовать эту техническую мощь. Первые работы в этом направлении показывают, что принципиально можно создать более совершенную систему обработки биологических объектов, обеспечивающую создание новых многомерных классификаций, более глубоко раскрывающих существенные связи в исследуемых явлениях.

Множественность объектов и схем классификаций

Еще недавно считалось, что в геоботанике имеется только один объект исследования и поэтому может и должна быть только одна, единая классификация с одной основной классификационной единицей и с единым рядом высших единиц. Эта идея, сыгравшая в свое время положительную интегрирующую роль, исходила из аналогизации геоботанической классификации с филогенетической системой в систематике. Но основной ее недостаток в том, что она не учитывала всего многообразия объектов и подходов в геоботанике.

В предыдущих главах было показано, как и почему наши представления об объекте геоботаники расширились. Растительный покров можно разделить не только на ячейки — фитоценозы,

а на целый ряд качественно и количественно отличающихся элементов, из которых то одни, то другие приобретают большую обособленность и большее значение для решения теоретических и практических проблем.

Через биогеоценологию (или учение об экосистемах) геоботаники научились смотреть на все эти элементы растительности как на "рабочие" части соответствующих биогеосистем или экосистем, и выяснилось, что некоторые из таких систем обладают чрезвычайной саморегулируемостью, автономностью, т.е. свойствами сложных кибернетических систем. Некоторые объекты геоботаники пространственно оказались тождественными определенным объектам других наук, особенно географических.

Проблема единой классификации встала снова, на новом уровне: требуется создание единой системы классификационных схем, логично объединяющей отдельные классификации объектов различных уровней. Для этого требуется логичная группировка отдельных классификационных схем, своего рода метаклассификация.

В первом приближении надо объекты геоботаники расположить в ряды, в которых каждое предыдущее звено было бы частью последующего, выделить основные ряды и в каждом из них - звенья качественно различных уровней.

Далее должна происходить группировка объектов в пределах отдельных уровней. Объекты одного уровня могут быть сравнены между собой в целях выявления их индивидуальных и общих черт. На основании различных общих признаков могут быть построены различные типологические классификации. Создание типологии разнородных явлений (объектов различных уровней) приводит к совершенно бессмысленным построениям.

Таким образом, типологические классификации могут быть построены для каждого уровня объектов, причем в зависимости от критериев деления таких классификаций может быть большое количество. Однако теоретический анализ критериев и опыт практики (в широком смысле) показывает, какие из возможных классификаций и с какой дробностью должны быть разработаны.

Типологизация, районирование и ареализация

Одним из самых существенных логических приемов при систематизации территориальных единиц является их деление на типологические и региональные.

Понятия о типологических и региональных единицах зародились раздельно, претерпели значительную эволюцию и вначале не имели никакого отношения друг к другу (51).

Типология, выделение типологических единиц — широко применяемый в науке способ классификации предметов или явлений на основании общности или сходства их признаков. Используемый успешно для классификации дискретных, хорошо различимых объектов, этот принцип был позднее применен также для изучения и систематизации трудноразличимых, связанных с переходами, природных явлений. Путем некоторой абстракции выделялись типичные явления, типы, изучение которых помогло разобраться во всем разнообразии соответствующего рода явлений. Так началось и установление типологических единиц в геоботанике: сначала разграничивались ясно очерченные в природе типы растительности, "формации" в старом смысле, позже — типы сообществ — ассоциации, типы лесов, лугов, болот и т.д. вплоть до типов синузий, типов сочетаний и др.

Региональные единицы (регионы, районы и др.) стали выделять в связи с необходимостью разграничения крупных территориальных единиц, различных в каком-нибудь географически отличимом отношении. В дальнейшем региональные единицы применялись уже при районировании любого масштаба. Еще более расширилось это понятие в связи с предложением, вместо региональных единиц говорить об индивидуальных единицах, как о логически более общей категории, не связанной с географической спецификой.

Региональные и типологические единицы различались давно и ботанико-географами. Однако, региональные единицы рассматривались обычно в плане флористико-географическом, а типологические — в геоботаническом (формационном) понима-

нии.

Со временем, с расширением сферы применения обоих этих принципов деления, стало уменьшаться количественное различие между ними. Встал вопрос о качественном различии этих принципов.

Вопрос о делении территориальных единиц на типологические и региональные (индивидуальные) разрабатывается в последние годы особенно географами-ландшафтоведами (А.Г. Исаченко, Д.Л. Арманд, Б.Б. Родоман, Ю.К. Ефремов). Эти работы показали, что типологические единицы основаны на повторяющихся в пространстве признаках, а региональные (индивидуальные) — на неповторимых, характерных только для данной территориальной единицы признаках.

С точки зрения логики различие между этими основными принципами деления, как показал Д.Л. Арманд, сводится к двум возможным приемам: расчленение целого на части и деление объема понятия.

Типологизация и районирование — диалектические противоположности. Любая единица растительного покрова любой величины и любого ранга имеет как повторяющиеся, общие признаки (свойственные всему определенному классу единиц), так и индивидуальные, частные (свойственные только ей) признаки. Поэтому теоретически можно типологический и региональный принципы использовать для классификации выделов любой величины. (Для мелких единиц вместо названия "региональный" целесообразнее и вернее говорить об индивидуальном, но это, как мы видели, не меняет сути дела.) Практически, конечно, изучение мелких единиц происходит в основном по типологическому принципу, позволяющему сводить все разнообразие явлений к небольшому числу типов; индивидуальные отклонения от этих типов не представляют обычно интереса и учесть всех их практически невозможно. С укрупнением единиц уменьшается количество признаков, на основании которых можно проводить типологизацию; высшие типологические таксоны различаются только по отдельным наиболее общим признакам. Чем крупнее (по площади) территориальная единица, тем большее значение приобретают характерные ее особенности (по отношению к другим еди-

ницам того же ранга), т.е. ее региональные черты. Вопрос осложняется тем, что к числу региональных особенностей могут относиться также такие, как наличие определенных типологических единиц или определенное количественное соотношение последних. При наиболее крупных региональных единицах (зоны растительности, области, подобласти) значение типологического принципа практически сходит на нет.

Уменьшая количество признаков, на основании которых происходит деление, до одного, региональное деление территории на основании этого признака сводится к установлению ареала этого признака. Установление ареала как общий методический прием при выведении территориальных единиц мы можем называть ареалированием.

Таким образом, ареалирование является частным случаем регионального деления, при котором территория разделяется по одному признаку на две части: на ареал определенного явления (т.е. территорию, на котором это явление или признак встречается определенной повторностью) и на территорию вне этого ареала.

Аналогично вышесказанному, уменьшая число признаков при типологизации до одного, получается также разграничение территории только на две части: на ареал типа и на территорию вне этого типа. Таким образом, при только одном признаке классификации территориальных единиц типология и районирование полностью совпадают.

Единственным признаком классифицирования территории может в частном случае служить и наличие определенного типа меньших территориальных единиц на рассматриваемой территории. Вычерчивая территорию, на которой распространена эта меньшая типологическая единица, мы получаем опять ареал.

Таким образом, понятие ареалирования мы можем применять на различных уровнях типологизации и соответственно этому мы будем получать определенные ареалы: так напр., мы можем иметь ареалы ассоциаций, ареалы формаций и др., а также ареалы типов синузий, типов комплексов и др. Эти ареалы, в свою очередь, могут быть подвергнуты, как это делается в фитогеографии, типологизации (получатся типы ареалов ассо-

циаций, типы ареалов формаций и т.д.) или же районированию. Районирование по совокупности ареалов определенных ассоциаций или групп ассоциаций приводит к ботанико-географическим подразделениям. Последние могут быть таким образом связаны в единую логическую систему территориальных единиц.

Имея представление о всем разнообразии теоретически возможных классификационных рядов, можно выяснить и проверить логические основы предложенных до сих пор геоботанических классификаций, а также наметить пути разработки малоизученных классификационных рядов, представляющих теоретический или практический интерес.

Обзор основных объектов геоботаники и соответствующих классификационных единиц дается в таблице (стр. 77).

Проблема выделения "типа"

Любая типологическая классификация создается путем логического приема обобщения определенных черт конкретных объектов. Совокупность избранных ("типичных") признаков и характеризует каждый "тип".

Общие логические и методические основы выделения типов лесов, болот и лугов в геоботанике слабо разработаны. Даже само понятие "тип" имеет у разных исследователей очень различный объем. Если не учитывать качественное различие объектов геоботаники, могут в одной классификации существовать рядом, напр., лесной тип растительности, покрывающий треть суши, и печеночниковый тип, представленный в миллионы раз меньшими пятнами на земле или на деревьях.

Особое предпочтение термину "тип" дают работники лесного хозяйства, мелиораторы, болотоведы, луговеды, употребляя его в объеме, удобном для определенных практических целей. Понятие "тип леса", благодаря установившейся методике изучения древостоев, по объему все же более-менее стабилизировалось на одном уровне. Зато "тип болота", изучение которого проводится в разных целях и с различной дробностью, имеет у болотоведов самое различное содержание: в ранних работах И. Паасио и других финских ботаников соответствует тип болота

нашей социации или ассоциации, большинство болотоведов использует это понятие в объеме болотных фаций, т.е. комплексов ассоциаций, а торфоведа-энергетики (отчасти и Н.Я. Кац) понимают под типом болот типы болотных массивов или даже болотных систем.

Представляет интерес проследить, как возникает и развивается понятие о "типе" (54, 55).

История геоботаники и лесной типологии показывает, что на первых стадиях развития этих наук играет ведущую роль индуктивный способ выделения типов. Исследователь исходит из описания тех конкретных участков, которые (по его опыту) являются наиболее характерными и встречаются наиболее часто в районе его исследований. Затем он дает обобщенное описание, останавливаясь на наиболее существенных по его усмотрению признаках этих типичных участков. Все другие варианты, наблюдающиеся в природе, остаются как "нетипичные", переходные, вначале за пределами типологической схемы и их положение определяется потом на основании сравнения со "стандартными" описаниями.

Второй, дедуктивный способ сводится к делению всего многообразия растительности сразу на крупные подразделения, и далее, к расчленению последних на более мелкие отдельности. Принципиально различно при этом способе то, что исследователь должен выбрать уже с самого начала критерии деления, на основании которых проводится классификация. При таком подходе все конкретные группировки растительности попадают в какие-то подразделения. В принципе по дедуктивному методу составлены напр., дихотомические определители, так как каждый тезис (если он подобран правильно) дает возможность разделить все сравниваемые объекты на группы.

Конечно, элементы индукции и дедукции у каждого исследователя в какой-то мере дополняют друг друга и их абсолютное противопоставление было бы неправильно. Однако преобладание одного из этих способов на определенном этапе обобщения приводит в конечном итоге все же к существенной разнице, отражающейся в объеме выделенных типов и в принципах самой типологической классификации.

Основные объекты геоботаники и единицы их классификации

Объекты исследования	Классификационные единицы		
	при типологизации	при ареализации	при районировании
<u>Ценопопуляции</u>	типы популяций	-	-
группы видов, объединения по их эколого-ценотической роли	типы доминантов ценотипы биоморфы	ареалы биоморф	-
элементы фитоценоза: синузеты, ярусы	типы синузетий - соцететы, уионы	ареалы социететов ареалы уионов	региональные фаши уионов
фитоценозы и стадии их развития: агрегации, микроценозы	социации, ассоциации группы ассоциаций формации	ареалы социаций, ассоциации и т.д.	геобот. районы, выделенные на основе распр. опред. ассоциаций и т.д.
растит. группировки прикладного порядка: лесов, лугов, болот; агроценозы	типы лесов, группы типов типы лугов, -" -" типы болот, -" -" типы агроценозов	ареалы типов лесов, лугов и т.д. ареалы групп типов	районы, выделенные на основе распр. опред. типов лесов и т.д.
комплексы и сочетания фитоценозов	типы ценокомплексов типы болотных массивов	ареалы соотв. комплексов	районы, выделенные на основе распр. опред. комплексов
элементы фитогеосферы зоны пояса	типы зональности типы вертик. поясности	-	зоны, пояса
<u>фитогеосфера</u>	-	-	фитогеосфера

Конкретные участки растительности мы можем рассматривать как отдельные точки в многомерном пространстве, которые скучены по-разному или распределены более-менее рассеянно. При индуктивном способе даются для характеристики типов признаки, свойственные скоплениям (группам) точек, напр., характерные свойства почвенного профиля, характерный видовой состав отдельных ярусов и т.д. Чем меньше у конкретного описания признаков, совпадающих со стандартным описанием "типа", тем дальше остается его "точка" от скопления точек соответствующего типа и тем больше у него признаков какого-нибудь из "соседних" типов. Таким образом, при этом способе обычно большинство конкретных описаний можно отнести к соответствующим типам, а часть описаний ("нетипичные") могут только условно быть приближены к выделенным типам.

При дедуктивном способе мы можем представить, что все пространство разделяется плоскостями вне зависимости от частных скоплений в нем отдельных точек. Типы различаются на основании наличия или отсутствия нескольких более определенных общих признаков (конкретного свойства почвы, определенного вида растений и т.д.). Поэтому при равном количестве выделенных типов такая типология будет иметь более широкие амплитуды признаков отдельных типов, позволяющие включить и отдельные описания, мало похожие на другие.

Оба из этих логико-методических приемов имеют свои положительные и отрицательные стороны. В пользу первого способа говорит то, что он сосредоточивает внимание исследователя на самых типичных (обычно это значит - более часто встречающихся) и поэтому практически важнейших вариантах в данном районе; такие участки подлежат более усиленному исследованию и именно в отношении их даются практические рекомендации. Второй способ позволяет лучше разгруппировать весь материал, в том числе и переходные нетипичные варианты, но и здесь не обойтись без условности при определении типов, потому что отдельные принятые рубежи обычно не совпадают точно с границами перелома существенных природных и хозяйственных свойств.

Индуктивный метод лучше для местных, локальных классификаций, но может оказаться непригодным при экстраполяции

на большие территории. Таким образом, требуется синтез индуктивных и дедуктивных методов (как и, впрочем, в процессе районирования).

По мере углубления исследований и большей детализации признаков, "тип" как основная единица типологии, имеет тенденцию уменьшаться в объеме. Это можно хорошо продемонстрировать на примере развития лесной типологии, хотя бы в Эстонии (54, 55). Понятно, что с углублением исследований выявляются все новые, ранее не учтенные признаки, позволяющие более детально разграничить отдельные типы. Таким образом возрастает число типов, а вместе с тем возникает необходимость в их объединении по более общим признакам в следующую, более крупную таксономическую единицу, напр., в группу типов, или серию типов. Число и объем единиц этого следующего таксономического ранга может приблизительно соответствовать числу и объему типов, выделенных в самом начале развития типологии. Так, например, в первой типологии лесов Эстонии, предложенной Э. Шабаком в 1922 г., было 13 типов леса, то есть почти столько же, сколько групп типов в последней схеме (рис. 3; 43, 44). Такая же закономерность наблюдается в почвоведении и, конечно, в систематике, где виды стали родами, семейства порядками и т.д.

ПРОБЛЕМЫ ДОКУМЕНТАЦИИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Научная документация в геоботанике

Документация — совокупность всех форм фиксированной научной информации — письменных и звуковых записей, печатных изданий, схем и зарисовок, фотографий и т.д.

В научной работе по геоботанике мы можем различать, во-первых, первичную документацию, основанную на непосредственном изучении состояния и свойств изучаемых объектов (напр., полевые дневники, бланки, записи приборов, фотографии и т.д.) и, во-вторых, вторичную документацию, получаемую в процессе обработки первичной документации (напр., сводные таблицы, данные вычисления корреляций, отчеты экспедиций, печатные труды, выписки из литературы и др.).

Научная документация в геоботанике (как и в других науках) прошла длинный путь своего развития начиная с простых словесных описаний до сложных бланков с множеством заполняемых граф и до лент самопишущих приборов. В настоящее время записная книжка — незаменимая спутница великих натуралистов прошлого — уже отживает свой век. Началась эра таких форм документации, которые значительно рационализируют труд исследователя и при этом по сравнению со старыми формами записи заключают во много раз больше полезной информации.

Новые формы документации дают возможность, с одной стороны повысить уровень методики сбора первичных данных, с другой стороны, они в какой-то мере предопределяют также характер и широту научных обобщений. В связи с новыми формами документации происходит в ряде естественных наук переход на качественно новую ступень развития теории. В области научных классификаций это выражается в том, что иерархические классификации сменяются на многомерные системы, объединяющие различные принципы и дающие возможность более разносторонне и объективно отображать сложные природные явления.

Рассмотрим, каким основным требованиям должна отвечать первичная документация в геоботанике наших дней (30, 39).

1. Документация должна правильно отражать структуру описываемой части растительного покрова. Критический анализ обычных широкоприменяемых бланков описания растительности показывает, что они в большинстве рассчитаны на такую растительность, в которой отдельные сообщества хорошо отличимы и внутренне однородны. В предыдущих главах было уже показано, что в геоботанической теории все чаще отходят от такого упрощенного представления о сложении растительного покрова и пытаются рассматривать растительность как сложное, изменяющееся во времени и пространстве явление. Все количественно и качественно отличающиеся объекты исследования — синузиды, микроценозы, комплексы, сочетания и др. требуют особых форм регистрации состава, описания структуры и взаимоотношений. Поэтому нужен и в документации дифференцированный подход, видоизменение методики соответственно степени сложности их структуры, а не сведение исследования растительности только к описанию фитоценозов, значение которых, конечно, не оспаривается. Теоретические и практические задачи требуют часто сосредоточить внимание на более низком, или, наоборот на более высоком ранге единиц растительного покрова, чем фитоценоз (32).

2. Документация должна соответствовать требованиям, которые обычно предъявляются материалу, обрабатываемому статистическими методами и, в дальнейшем, вычислительной аппаратурой. Здесь надо особенно подчеркнуть необходимость сбора массового материала на основании унифицированной методики, по возможности исключающей субъективные суждения исследователя.

Для получения массовых данных из различных условий необходима большая кооперация исследовательских коллективов, и выработка общесовюзных или даже интернациональных методических норм и правил, обеспечивающих получение сравнимых данных с обширных территорий. Настало время организации архивов геоботанических описаний. Такие фитоценоотеки могут служить информационными центрами, откуда можно будет заказывать копии хранящихся в них материалов. В настоящее время очень много цен-

ных, собранных с огромными усилиями и тщательно определенных материалов остается неопубликованными и неиспользованными. Они являются собственностью отдельных исследователей и остаются для других исследователей неизвестными, недоступными и из-за индивидуальных особенностей документации; часто их даже и невозможно использовать.

Особо следует подчеркнуть, что геоботанические материалы должны давать возможность определить вариации изучаемых явлений и оценить точность или надежность приведенных показателей. Выборочный метод закладки пробных площадей, не отвечающий требованиям статистики, не может считаться универсальным.

Надо с сожалением отметить, что даже элементарные методические руководства американских авторов дают более надежные методы для объективного количественного изучения растительности, чем советские методические пособия и учебники (37). В наших учебниках очень детально и глубоко разработана аналитическая сторона изучения растительных сообществ, но явно недооценивается методика обработки материалов, синтез на основании первичных данных и показателей. Поэтому из большого количества данных, записываемых в поле, используется, как правило, при обработке материала ничтожное количество, а другие данные остаются неиспользованным "сырым" описательным материалом. Проблема избыточной информации в геоботанике поэтому весьма актуальна.

3. Третий основной недостаток нашей геоботанической документации заключается в ее громоздкости и отсталости технического выполнения. Темпы научно-исследовательских работ ускоряются, часто требуется срочное решение различных практических вопросов. Поэтому возникает необходимость повышения производительности труда и в нашей науке. Много тратится времени на записывание и переписывание. Записи на бланках можно часто заменить вычеркиванием уже заранее напечатанных названий или цифр.⁺⁾

⁺⁾ Нами совместно с М.К. Каск предложен соответствующий бланк, содержащий практически весь состав флоры цветковых растений Эстонии (43, стр. 62).

Не используется еще магнитофонная запись в поле (диктофон). Мало еще пользуется геоботаник самопишущими приборами. Например, очень нужен автоматический счетчик освещенности и определитель степени покрытия, чтобы заменить субъективный, давно устаревший способ оценки "по Друде".

Для размножения документов разработано уже много различных способов, но в нашей науке они еще не заменяют бесплодное переписывание, к тому же являющееся источником добавочных ошибок.

Идеальной системы документации, которая отвечала бы на все приведенные требования, в нашей науке еще не существует. Опыт других наук показывает, что наиболее эффективным был бы примерно такой распорядок работы: исследователь (или автоматический прибор) наносит данные сразу же в поле на перфокарту, представляющую собой печатный бланк. Далее происходит размножение первичных документов, суммирование данных, при надобности нанесение их на географические карты или снятие копий, нахождение корреляционных зависимостей и т.д. соответственно выработанным заранее программам. Необходимые для этого приборы и машины в СССР имеются; сделаны и первые попытки применения этих устройств для обработки данных лесоустройства (работы А. Нильсона).

Как первое приближение к такой механизации работы, мы рассматриваем применение ручных перфокарт с краевой перфорацией и суперпозиционных (24, 58).

Применение ручных перфокарт в геоботанике целесообразно на следующих этапах работы.

1. Первичная документация в поле - использование бланков с необходимыми графами, напечатанных на перфокарты. Такие перфокарты уже разработаны для геоботанических, лесотаксационных и почвенных целей.

2. Размножение. Простым механическим приемом можно перенести все эти данные на любое количество дублетных карт, которые могут остаться как документальная основа работы в фитоценоотеке и могут быть использованы другими исследователями.

3. Вычисление различных статистических показателей и коррелятивных зависимостей при помощи перфокарт сильно упрощается.

4. Сравнение данных литературы целесообразно проводить при помощи библиографических перфокарт. Они незаменимы в личной картотеке геоботаника, так как позволяют легко найти любой литературный источник по ряду признаков, особенно по типам растительности, месту и методу исследования и т.д. (27, 24.)

Перфокарты оправдали себя в различных отраслях науки, техники и управления, и нет сомнения, что их можно и надо шире использовать и в геоботанике.

Усовершенствование документации – одно из важнейших условий повышения производительности и результативности современной науки.

Проблемы детально – крупномасштабного картирования растительности

Детально–крупномасштабная карта растительности – одна из самых многосторонних и богатых по содержанию форм документации геоботанических исследований. Значение крупномасштабного картирования в целях познания закономерностей растительного покрова и связей последней с различными факторами среды для учета, планирования, использования и охраны растительных ресурсов все возрастает. Существенно также значение картирования растительности как заключительного звена полевой практики студентов биологических и географических отделений вузов. Требуя уже знакомства с флорой и растительными сообществами, также с проблемами выделения типологических единиц растительности, картирование является интегрирующим и наиболее ответственным этапом полевой практики (37, 43).

После завершения крупномасштабного картографирования растительности Эстонии (1934 – 1958) встал вопрос о составлении карт еще более детальных для отдельных заповедников,

заказников, хозяйств и др. ограниченных территорий (16, 17, 29). Была разработана соответствующая методика (25, 43, 46), на основании которой проводятся работы по картографированию уже более 10 лет. Опыт этих работ обсуждался на конференциях по геоботаническому картографированию в Новосибирске (1960 и 1965) и Риге (1966).

Детально-крупномасштабные карты должны объективно изображать как общий характер растительности так и свойства конкретных группировок и их комплексов. Они должны свидетельствовать об изменениях в природной растительности со стороны человека, но и должны дать указания для дальнейшего использования растительности. Из-за быстро изменяющейся ландшафтной обстановки современности карты растительности будут представлять большой интерес и для будущих исследователей динамики растительности. В связи с этим возникла необходимость более точного и объективного изображения на этих картах динамических тенденций (В.Б.Сочава). Соответствующую методику показа изменений растительности в первичных (природных) и вторичных (антропокультурных) рядах смен и пространственных переходов разработала А.В. Марвет.

Детально-крупномасштабная карта растительности отличается не только по технике и методике полевых работ. При увеличении масштаба карты принципиально изменяются возможности показа растительности. Если на картах мелких и средних масштабов показываются господствующие типы растительных сообществ или их комплексов в обобщенном виде, тогда при крупных масштабах можно перейти на все более точное изображение конкретных элементов растительного покрова - отдельных фитоценозов и их комплексов. Ввиду того, что крупномасштабная карта охватывает только небольшое число типов растительности (по сравнению с их многообразием на картах, напр., частей света или СССР) и небольшое количество формаций, можно значительную часть средств изображения использовать для показа того содержания, чем богата именно крупномасштабная карта: приуроченности растительности к рельефу и водному режиму, комплексности и другим проявлениям "пестроты", характеру "узора" растительного покрова. Поэтому, как в принципе так и по методи-

ческим соображениям, не целесообразно использовать шкалу цветов мелко- и средне-масштабных карт для карт крупного, особенно детально-крупного масштаба.

При наших работах по детально-крупномасштабному картографированию растительности основные средства изображения были использованы следующим образом.

Цветной фон, как основное и сильное средство, отведен для показа типов (или групп типов) растительных сообществ по фитотопологической (экопической) классификации. Такой подход, традиционный для эстонской геоботаники, приближает геоботаническую карту к карте ландшафтной, так как хорошо выявляются и особенности почв, и рельефа. Такие карты хорошо дополняют имеющиеся карты лесоустройства, показывающие распределение лесов по главным породам и возрасту. Учитывая динамичность растительного покрова в настоящее время под воздействием человека, экотоп — самый стабильный признак. Кроме того, именно показ условий местопроизрастания растительности представляет интерес для решения различных хозяйственных проблем.

Первичные типы лесных фитоценозов показываются интенсивной окраской, производные группировки (луга, пастбища) — бледным тоном того же цвета, а вторичная культурная растительность — цветными знаками того же цвета на белом фоне.

Характер постоянного воздействия человека (рубки, гари, пастбища, осушение) показывается черными знаками на цветном фоне.

Доминанты древесного и кустарникового ярусов изображаются черными знаками. Характеристика нижних ярусов дается только с точностью типа (леса, луга, болота); более подробное описание выносится в легенду и объяснительную записку.

Единицы картографирования (легенды карты) должны быть в соответствии с определенными таксонами классификации растительности. Это требование, весьма существенное для того, чтобы карта была сравнимой с другими материалами описания растительности, для детально-крупномасштабных карт, довольно трудно выполнимо. До сих пор не существует общепринятого списка ассоциаций Эстонии. Отдельные типы растительности

могут быть на карте показаны с различной таксономической дробностью: леса обычно рангом групп ассоциаций (или типов леса), низинные болота — рангом ассоциации, переходные и верховые болота — комплексами ассоциаций.

Большая часть современного растительного покрова находится под сильным воздействием хозяйственной деятельности человека и природные растительные группировки заменяются все в большей мере вторичными или даже искусственно созданными группировками, более лабильными и труднее классифицируемыми. Даже сообщества верховых болот, которые считались нетронутыми культурой, оказались в значительной мере измененными повторяющимися пожарами (18).

Мозаичность и комплексность, свойственная любому растительному покрову, должна выражаться и при картировании в самых крупных масштабах. Поэтому в легенде карты должны быть представлены как единицы классификации фитоценозов различного ранга (в зависимости от характера растительности, дробности выделов, масштаба карты) так и единицы классификации ценокомплексов различного ранга (26).

В результате трудностей методического порядка и неизбежных субъективных различий между исследователями, принятые в легенде единицы не соответствуют точно общепринятым классификационным единицам растительности. Поэтому надо требовать от составителей крупномасштабных карт приложения конкретных геоботанических описаний с непременным указанием их мест на карте. Такие материалы будут не только документальным обоснованием работы, но и будут иметь большую ценность для более широких обобщений в географическом и историческом плане.

Картографические материалы и геоботанические описания, которые хранятся в фитоценоотеках, должны составлять взаимосвязанную систему документации.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ, ПРЕДСТАВЛЯЕМЫХ К ЗАЩИТЕ

1. Meetodeist taimkatte uurimisel ja kasutamisel kuivenduse ja teiste keskkonnatingimuste muutuste indikaatorina. Рез.: О методах изучения и использования растительности в качестве индикатора влияния осушения и других изменений среды. В кн.: Loodusuurijate Seltsi Juubelikoguteos, Tallinn, 1953. /Юбилейный сборник Общества естествоиспытателей, Таллин 1953/ стр. 50-80.
2. Опыт определения степени осушения болотных лесов по характеру растительности. Труды Института Леса АН СССР, т. XXI, 1955, стр. 142-148.
3. Rabataimede paljunemisest ja levimisest seemnete abil. Рез.: О размножении и распространении растений верховых болот при помощи семян. В кн.: Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 48. Tallinn, 1955. /Ежегодник общества естествоиспытателей т. 48/ стр. 141-161.
4. Indikaatortaimede kasutamisest metsanduses. Рез.: использование растений-индикаторов в лесоводстве. В кн.: Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 48. Tallinn, 1955. /Ежегодник общества естествоиспытателей т. 48/ стр. 328-341.
5. Juhend soode geobotaaniliseks uurimiseks. Рез.: Руководство к геоботаническому исследованию болот. Abiks Loodusevaatlejale, 23. Tartu, 1955. 82 lk. /соавтор А. Трасс/.
6. Lindude abil levimise osatähtsusest ja edukusest taimeidel. Рез.: О роли и успешности расселения растений при помощи птиц. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat 49, Tallinn, 1956. /Ежегодник общества естествоиспытателей т.

49. Tallinn/стр. 253-270.
7. Endla soostiku uurimisest. Рез.: Об исследовании болотной системы Эндла. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat. 50. Tallinn, 1957. /Ежегодник общества естествоиспытателей 1957, т. 50. Tallinn/ стр. 31-36.
8. Soode areng geobotaanilisest ja maastikuteaduslikust vaatekohast. /Развитие болот с точки зрения геоботаники и ландшафтоведения/. TRÜ teaduslik sessioon, pühendatud Suure Sotsialistliku Oktoobrirevolutsiooni 40-ndale aastapäevale. Ettekannete teesid. Tartu, 1957. Lk. 54-55.
9. Растительные сообщества верховых болот восточной Эстонии и их динамика. Тартуский Государственный Университет. Автореферат диссертации. Тарту, 1958. 28 стр.
10. Rabataimkate klassifitseerimise printsiibid ja ühikud. Рез.: Принципы и единицы классификации растительности верховых болот. TRÜ Toimetised, 64, Botaanika-alased tööd I. Tartu, 1958. /Ученые записки ТТУ № 64/ стр. 63-101.
11. Eluvormi mõistest kõrgemate taimede ökoloogias. Рез.: О понятии "жизненная форма" в экологии высших растений. TRÜ Toimetised, 64, Botaanika-alased tööd I. /Ученые записки ТТУ, № 64/, стр. 140-153.
12. Seletus ühele rabade iseärasusele. /Объяснение одной особенности верховых болот/. О гидрологической теории К. Е. Иванова. // Eesti Loodus, 1958, 2. Tartu. Lk. 119. /Природа Эстонии 1958 № 2/.
13. Endla rabade taimkate I. Taimekooslused. Рез.: Растительность верховых болот Эндла I. Растительные сообщества. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat, 51. Tallinn, 1959, lk. 119-144. /Ежегодник общества естествоиспытателей т. 51/ стр. 119-144.

14. Taimed soometsade kasvukohatingimuste näitajatena. Рез.: Растения как показатели условий местопроизрастания в болотных лесах. Metsakuivenduse küsimusi. Tartu, 1959. Lk. 114-119. /Вопросы лесосоошшения/.
15. Важнейшие типы растительности Сааремаа. Болота. Путеводитель у ботанической экскурсии в Советской Прибалтике по острову Сааремаа. Tartu. 1959, стр. 24-27 /соавтор: Х. Трасс/.
16. Kompleksseest, botaanilisest ja fenoloogilisest uurimistööst looduskaitse- ja keelualadel. /О комплексных, ботанических и фенологических исследованиях в заповедниках и заказниках/. Teadusliku uurimistöö organiseerimise küsimusi looduskaitse alal. Looduskaitse bulletään nr. 1. Вопросы организации научно-исследовательской работы по охране природы. Tartu, 1959, стр. 24-31 /соавтор: Я. Эйларт/.
- 17a. Ботанические исследования в Эстонской ССР. Tartu, 1959, 50 стр. /с соавторами/.
- б. Botaanilised uurimistööd Besti NSV-s. Tartu, 1959. 44 lk.
- в. Botanical investigations in Estonian S.S.R. Tartu, 1959.
18. Rõhade põlemine ja põlemisjärgsed taimkatte muutused. Рез.: Пожары на верховых болотах и смены растительности на болотных гарях. TRÜ Toimetised, 93. Botaanika-alased tööd IV. Tartu, 1960. Lk. 96-122. /Ученые записки ТГУ № 93/.
19. Liikidevahelistest suhetest rõhade taimekooslustes. Рез.: О межвидовых отношениях в растительных сообществах верховых болот. Loodusuurijate Seltsi Aastaraamat 1959. 52. Tallinn, 1960. Lk. 27-50. /Ежегодник общества естествоиспытателей т. 52/.

20. Развитие географических комплексов верховых болот Эстонии. Ученые записки Латвийского Государственного Университета им. П. Стучки, т. XXXVII, Географические науки, VI, № 34, 1960, стр. 377-386.
- /то-же, тезисы доклада/. Ученые записки т. XXXI. Латвийский Гос. Университет им. П. Стучки. Тезисы докладов III Всес. совещания по ландшафтоведению, Рига, 1959, стр. IOI-IO2.
21. Nigula Riiklik Looduskaitseala. /Нигулаский государственный заповедник/. В кн.: Looduskaitse teatmik. Tallinn, 1960, 36-41. /Справочник по охране природы/.
22. Looduskaitse kvartal Järveljal. /Заповедный квартал в Ярвелья/. Там-же, стр. II8-II2I.
23. T. Lippmaa seisukohad eluvormide küsimuses. Рез.: Взгляды Т. Липпмаа в вопросе о жизненных формах. Botaanilised uurimused I. Tartu, 1961, lk. 185-194. /Ботанические исследования I/.
24. Bibliograafiline perfokaart bioloogi töövahendina. Рез.: Библиографическая перфокарта в помощь биологу. Eesti Loodus, 1961, 5. Tartu. Lk. 248-251. /Природа Эстонии 1961 № 5/.
25. Taimkette detailise suuremõõdulise kaardistamise juhendeid. Рез.: Указания для детально-крупномасштабного картирования растительности. Eesti Loodus, 1961, 6. Tartu. Lk. 365-370. /Природа Эстонии 1961 № 6/ /соавтор Я. Эйларт/.
26. Некоторые вопросы крупномасштабного картирования растительности. В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. Изд. АН СССР, М.-Л. 1962. Стр. 47-53.
27. Опыт использования перфокарт с краевой перфорацией для

библиографирования геоботанической литературы. "Научно-техническая информация" № 7, 1962, стр. 17-21.

28. The study of peatlands and problems of nature conservations. /Изучение болот и проблемы охраны природы/. В кн.: Water deposits and wetlands require conservation. Tallinn, 1962, pp. 64-71.
29. Taimkatte suuremõdulise kaardistamise teoreetilisi ja meetodilisi probleeme. Рез.: О теоретических и методических вопросах крупномасштабного картирования растительности. TRÜ Toimetised, 136. Botaanika-alased tööd 6. Tartu, 1963. Lk. 220-243. /Ученые записки ТГУ № 136/.
30. Некоторые актуальные проблемы обработки геоботанических описаний. Ученые Записки ТГУ, 145. Труды по ботанике 7. Tartu, 1963. Стр. 51-59.
31. К классификации элементов гидрографической сети верхних болот. Ученые Записки ТГУ, 145. Труды по ботанике 7. Tartu, 1963. Стр. 253-257.
32. Развитие некоторых теоретических проблем в работах восточных геоботаников. Ботанический журнал, т. 48, № 4. 1963. Стр. 473-485 /соавтор Х. Трасс/.
33. Структурные элементы лесных ценозов. Программа и тезисы докладов научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения проф. Н. И. Кузнецова. Tartu, 1964. Стр. 41-44 /соавт. К. Каламеэс, А. Калда, Э. Кукк, Х. Трасс/.
34. Растительность верхних болот острова Сааремаа. В кн.: Изучение растительности острова Сааремаа. Tartu, 1964. Стр. 255-278.
35. /Выступление на обсуждении докладов/. В кн.: Проблемы ландшафтоведения горных стран /Материалы VI Всесоюзного совещания по вопросам ландшафтоведения/, АН Каз. ССР. Ал-

- ма-Ата. 1964. Стр. 82-83.
36. Полевая геоботаника III. /Рецензия/. Ботанический журнал, т. 50 № 10. 1965. Стр. 1461-1466. /соавтор Х. Трасс/.
37. Американские учебные пособия по методике полевых геоботанических работ. Ботанический журнал т. 50, № 10, 1965. Стр. 1149-1154 /соавторы Х. Трасс и Т. Э. Фрей/.
38. *Taimkatte mosaikisuse ja kompleksisuse uurimisest*. Рез.: Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. *Eesti NSV TA Toimetised, biol. seeria*, 1. 1965. /Известия АН ЭССР Серия биол. наук № 1/. Стр. 98-111.
39. О научной документации в геоботанике. В кн.: "Проблемы современной ботаники". Том I. 1965. Стр. 231-233.
40. *Maastikuteaduse arengust (I-II)*. Рез.: Пути развития ландшафтоведения /I и II/. *Eesti Loodus*, VIII № 5-6, 1965. /Природа Эстонии, 1965 № 5-6/. Стр. 257-262, 321-328.
41. Геоботаническая характеристика Юго-восточной Эстонии. Болота. В кн.: Путеводитель VIII экскурсии-конференции прибалтийских ботаников, посвященной 25-летию Эстонской Советской Социалистической Республики /по Юго-восточной Эстонии и Псковской области/. Тарту, 1965. Стр. 17-21 /соавтор Л. Вильясо/.
42. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. В кн.: "Естественные кормовые угодья СССР". т. XXVII, 1966. Стр. 117-127.
43. *Välibotaanika. Botaanika õppepraktika materjale*. Полевая ботаника. Материалы для учебной практики по ботанике. Тарту, 1966. 192 лк. /соавт. К. Эйхвальд, А. Калда, К. Каламезс, Э. Кукк, А. Марвет, Х. Краль, К. Порк, Т. Фрей, Х. Трасс/.

44. Metsatüüptide rühmad Eestis. Рез.: Группы типов леса в Эстонии. Eesti Loodus, IX, nr. 1. 1966. Lk. 24-29. /Природа Эстонии, 1966 № 1/.
45. Ratva rabast ja rabaallikatest. Рез.: О верховом болоте Ратва и его источниках. Eesti Loodus, IX, nr. 6. 1966. Lk. 355-357. /Природа Эстонии, 1966 № 6/.
46. Taimestik ja taimkate. /Флора и растительность/. В кн.: Kodu-uuri ja käsiraamat. Tallinn, 1966. Lk. 222 - 247. /Справочник краеведа/ /соавт. Я. Эйларт/.
47. Mõtteid G. Morozovist ja metsateaduse arengust. Рез.: Мысли о Г. Ф. Морозове и лесоведении. Eesti Loodus, X, nr. 5. 1967, Lk. 285-292. /Природа Эстонии, 1967 № 5/.
48. Некоторые актуальные вопросы современной геоботаники. "Ботаника", вып. X. Сб. Белорусского отделения ВБО, Минск, 1968 /соавтор Х. Трасс/. Стр. 54-60.
49. Взаимоотношения биоценологических и ландшафтных классификаций. Семинар по методике ландшафтных исследований. /Тезисы и рефераты докладов/. Москва, 1968. Стр. 31-33.
50. Rabadest, nende arengust ja uurimisest. Рез.: О верховых болотах, их развитии и изучении. Eesti Loodus, XI, nr. 8 1968. /Природа Эстонии, 1968 № 8/. Стр. 451-457.
51. Классификационные ряды территориальных единиц в геоботанике. Ученые записки ТГУ № 211. Труды по ботанике 8, стр. 148-158.
52. К методике лекций по историческому обзору отдельных биологических наук. Там-же. Стр. 191-194.
53. Rabade taimkatte muutustest inimtegevuse mõjul. Рез.: Изменение растительности верховых болот под влиянием человека. В кн.: Metsanduslikud uurimused VI, Tallinn, 1968. /Лесоводственные исследования VI/. Стр. 66-92 /соавтор Х. Валк/.

РАБОТЫ, ПРИНЯТЫЕ К ПЕЧАТИ

54. Metsatüpoloogia probleem. Рез.: Проблемы лесотипологии. /Loodusuurijate Seltsi aastaraamat 59/. Ежегодник Общества естествоиспытателей т. 59, 1969. Таллин. /В печати./
55. Некоторые черты развития лесной типологии на современном этапе. В кн.: "Проблемы ботаники". Том IX, стр. 22-26. /В печати./
56. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции. В кн.: "Теория структурных уровней биологических систем". М. /В печати./
57. К вопросу эволюции биоценотических систем. Сб. памяти В. Н. Сукачева. Изд. МОИП. /В редакции./
58. Применение перфокарт в геоботанике. В кн.: "Полевая геоботаника". Том V. /Сдана в редакцию./
59. Analysis of Vegetation Structure and Problems of Classification /Анализ структуры растительности и проблемы классификации, на англ. яз./ В сб.: "Plant Geography and Ecology in the Estonian S. S. R.". /Сборник работ для XI Международного ботанического конгресса в Сизтле/. /В печати./

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение. Проблемы развития науки	6
Общие проблемы структуры ценотических систем	II
Объекты геоботаники и биогеоценологии в свете теории системных уровней	II
Об эволюции биоценотических систем	15
Особенности биоценотических систем	25
Подходы к изучению структуры	27
Пространственная структура растительного покрова	30
Принципы анализа пространственной структуры	30
Элементы структуры растительного покрова бореальных лесов	35
Элементы структуры растительности бореальных верховых болот	49
Функциональная структура биогеоценозов	56
Принципы анализа функциональной структуры	56
Консорции как элементы функциональной структуры ...	59
Общие проблемы классификации	66
Развитие классификационной теории	66
Множественность объектов и схем классификаций	70
Типологизация, районирование и ареализование	72
Проблема выделения "типа"	75
Проблемы документации исследований	80
Научная документация в геоботанике	80
Проблема детально-крупномасштабного картирования растительности	84
Список научных трудов, представляемых к защите	88

В. В. МАЗИНГ

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Д о к л а д
по опубликованным работам, представляемым
к защите вместо диссертации на соискание
ученой степени доктора биологических наук

Тартуский государственный университет
ЗССР, г. Тарту, ул. Вилкооли, 18

Ротапринт ТГУ 1969. Сдано в печать 13/III 1969
Печ. листов 6,0. Тираж 300 экз. Бумага 30x45.1/4.
МВ 00 479. Заказ № 200.

Бесплатно

Бесплатно

241981

... 7830088

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 00783008 8